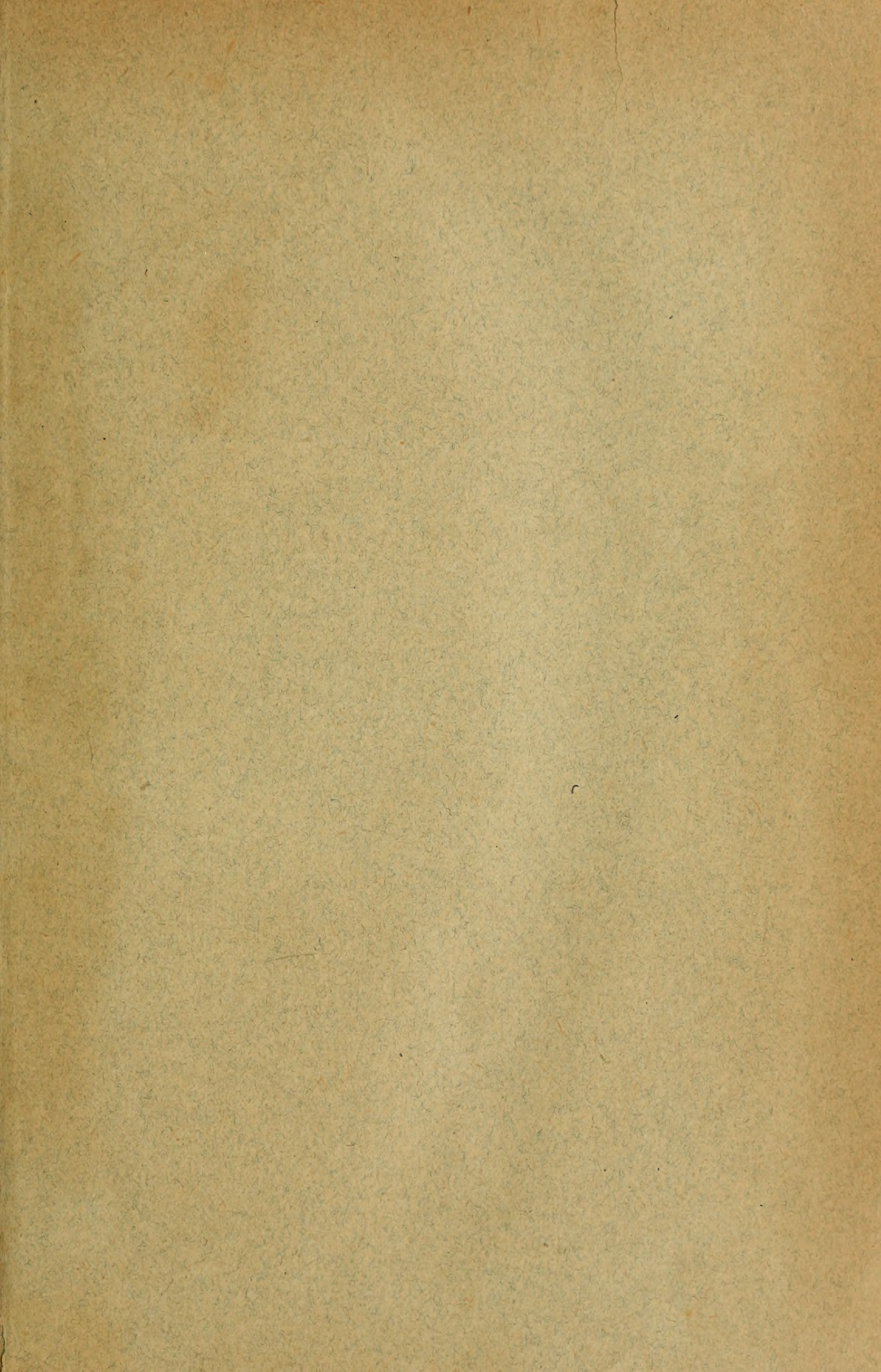
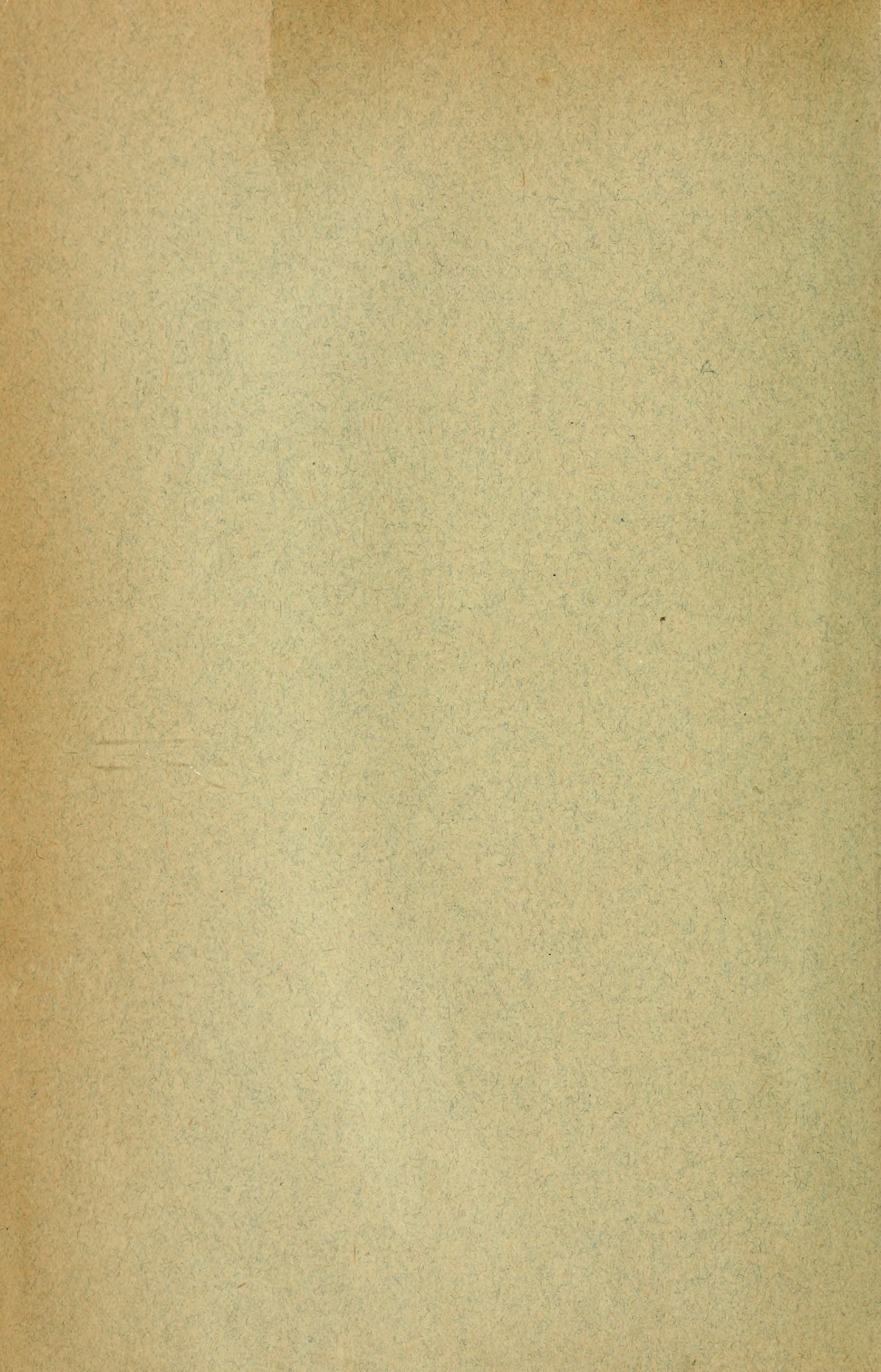
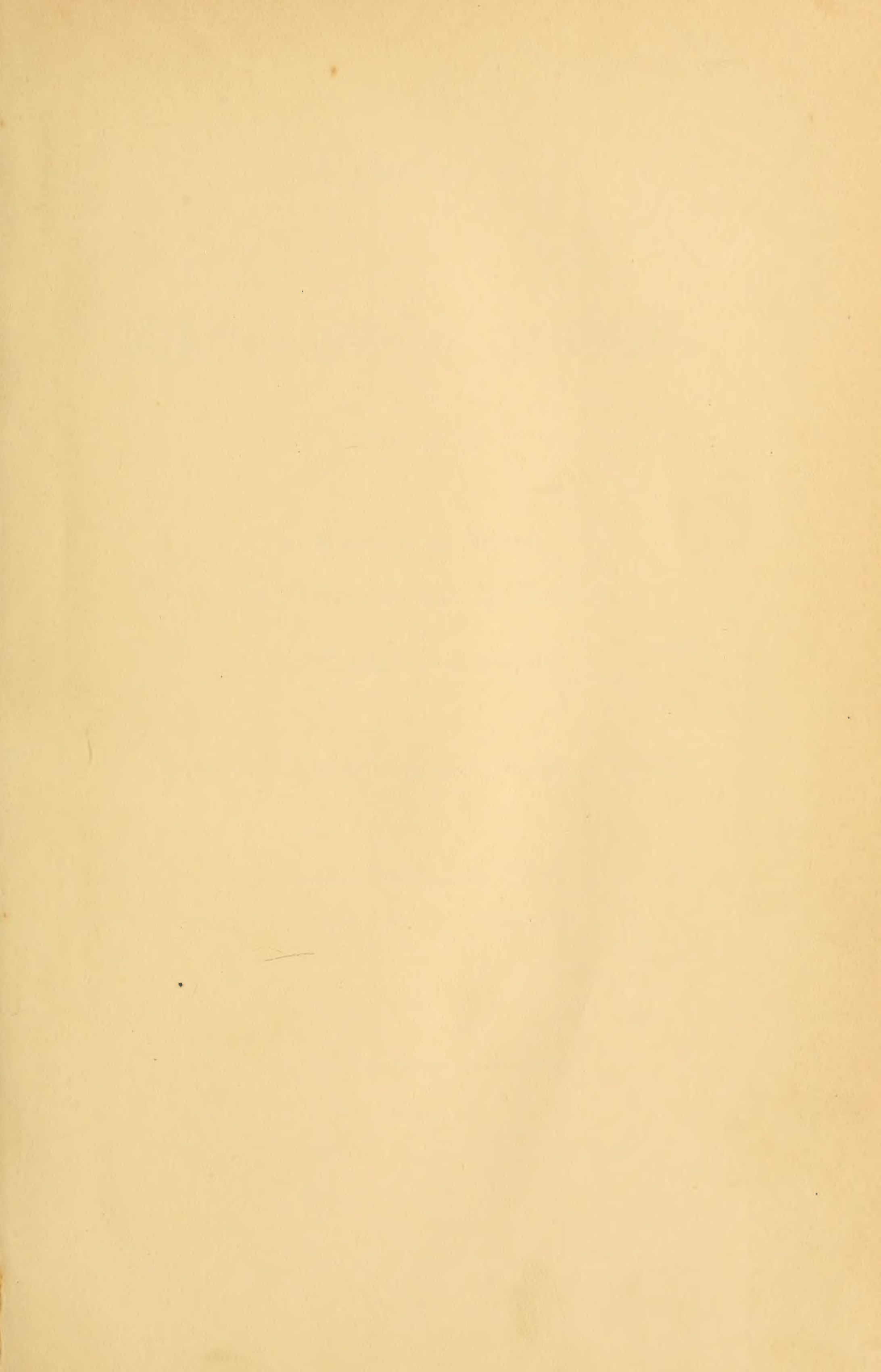
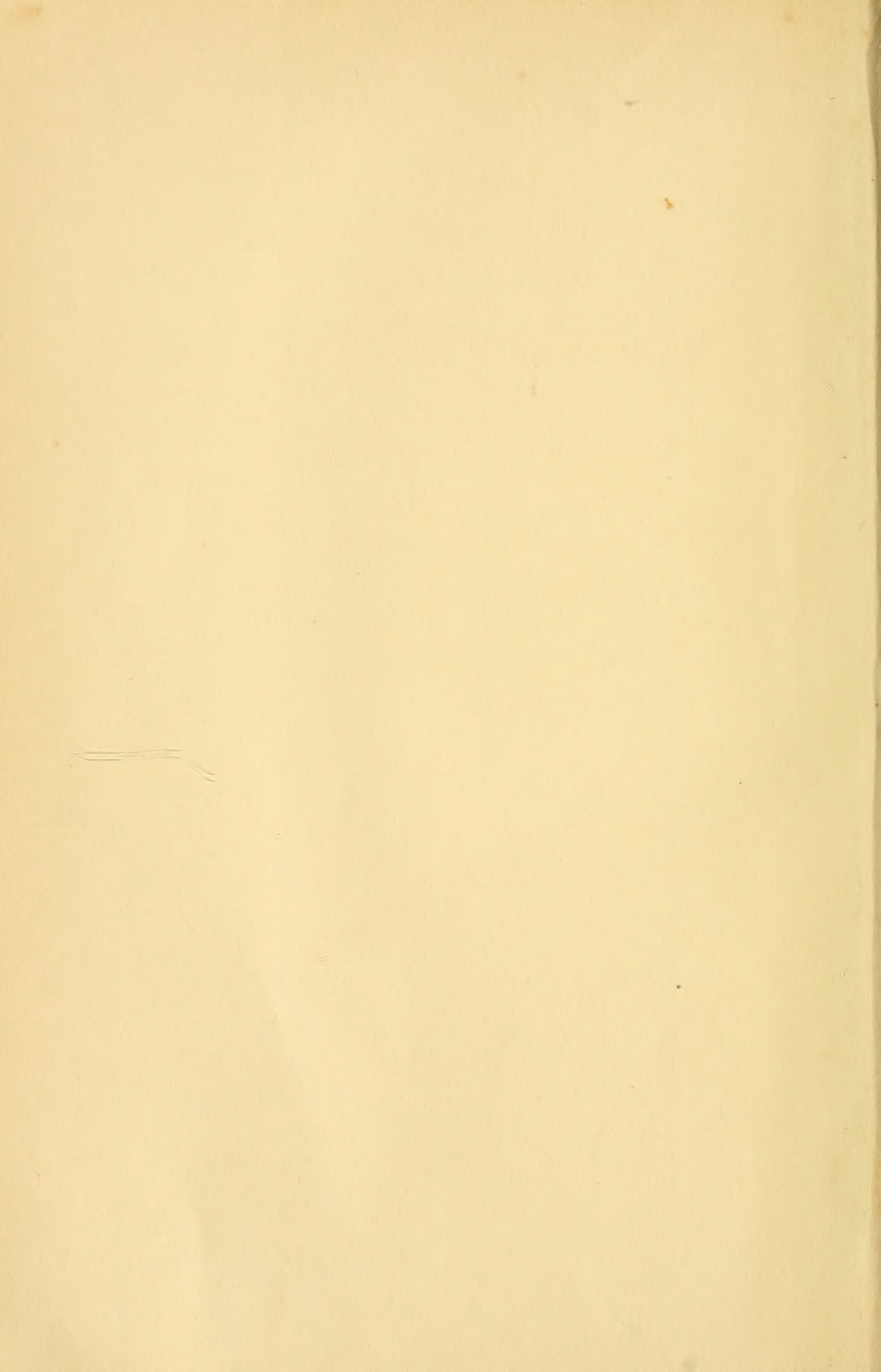










Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

O. Hertwig in Berlin,

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Sechsunddreissigster Band.

Mit 30 Tafeln und 10 Holzschnitten.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1890.





Inhalt.

Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden.

Eine Grundlage für celluläre Streitfragen.

Von

Oskar Hertwig.

Hierzu Tafel I—IV.

Eibildung und Samenbildung sind zwei einander nahe stehende Processe; sie gehören so eng zusammen, dass die Kenntniss des einen nothwendiger Weise auch das Verständniss des anderen fördern muss, sofern man nur durch Vergleichung die gegenseitigen Beziehungen festzustellen sucht. In richtiger Würdigung dieses Verhältnisses hat schon van Beneden auf seine berühmten Untersuchungen über die Reifung, Befruchtung und Theilung des Eies von Ascaris megalocephala in Gemeinschaft mit Julin eine Untersuchung über die Samenbildung desselben Thieres folgen lassen, er bezeichnet die letztere als eine nothwendige Ergänzung des ersteren Gegenstandes. Seitdem ist die Literatur mit zahlreichen und zum Theil sehr ergebnissreichen Studien über das Nematodenei bereichert worden; die Samenbildung von Ascaris megalocephala dagegen scheint seit der Veröffentlichung von van Beneden und Julin nicht wieder Gegenstand erneuter Untersuchung gewesen zu sein.

Um zu einer Reihe wichtiger cellulärer Streitfragen, sowie zu Hypothesen, welche über die Bedeutung und das Wesen der Richtungskörper und der Befruchtung aufgestellt worden sind, auf Grund eigener neuer Untersuchungen Stellung zu nehmen, habe ich die Samenbildung bei verschiedenen Thieren, bei Sala-

mandra maculata, Locusta viridis und Ascaris megalocephala untersucht. Am meisten fesselte das letztgenannte Object meine Aufmerksamkeit. Denn es bietet den einen unschätzbaren Vortheil dar, dass in der Samenröhre alle Entwicklungsstadien von der einfachsten Ursamenzelle bis zum ausgebildeten Samenkörper ohne Lücke aufeinander folgen und dass die Samenbildung zu allen Jahreszeiten gleichmässig stattfindet. Man ist hier nie in Verlegenheit über die Reihenfolge, in welcher sich die einzelnen Stadien aneinander schliessen müssen, und wenn man Geduld und Ausdauer zur Beobachtung mitbringt, kann man sich bis ins kleinste Detail über die Veränderungen unterrichten, welche Zelle und Zellkern in den verschiedenen Phasen der Samenbildung erleiden. Angesichts dieser Vorzüge sieht man gern darüber hinweg, dass die Samenzellen durch Dotterkörner etwas trüb und undurchsichtig sind und dass der ausgebildete Samenkörper von der gewöhnlichen typischen Form der Samenfäden beträchtlich abweicht, daher über deren Entstehung keinen Aufschluss zu geben vermag. Um so wichtiger ist das Object für viele andere Fragen, namentlich aber, wenn es sich darum handelt, zuverlässige Vergleiche zwischen den einzelnen Stadien der Ei- und Samenentwicklung anzustellen.

Auf die Untersuchung der Geschlechtsproducte von Ascaris megalocephala habe ich daher am meisten Zeit und Arbeit verwandt, und werde ich die hierbei erzielten Ergebnisse, welche die hauptsächliche Grundlage für diese Abhandlung geliefert haben, in einem ersten Abschnitte darstellen.

Der zweite Abschnitt wird über ältere und neuere celluläre Streitfragen und Probleme handeln.

Erster Abschnitt.

Die Entwicklung der Geschlechtsproducte von Ascaris megalocephala.

Die Samenbildung.

Die Männchen von Ascaris megalocephala, welche an Zahl hinter den Weibchen zurücktreten, besitzen meist eine etwas geringere Grösse als diese und lassen sich leicht daran erkennen,

dass bei ihnen der Samenleiter, dem die reifen Samenkörper eine weissliche Färbung verleihen, durch die Hautdecke hindurchschimmert. Er verläuft, in eine Furche des Endabschnitts vom Darm eingebettet, als gerader Schlauch bis nahe zum hinteren Ende des Körpers, wo er in der Nähe des Afters ausmündet. Während die weiblichen Geschlechtsorgane paarige Bildungen sind, sind die männlichen unpaar, sie bestehen aus einer einzigen dünnen Röhre, welche eine ausserordentliche Länge von einigen Metern erreicht und in der Leibeshöhle in der Weise Platz findet, dass sie in vielfachen Windungen und unter Bildung von grösseren und kleineren Schleifen um den gerade gestreckten Darmschlauch herumgelegt ist. So kommt es, dass auf einem Querschnitt durch den Körper des Wurms die Hodenröhre 10 bis 20 mal getroffen wird, je nachdem man gerade eine Stelle mit reicher oder spärlicher Schlingenbildung vor sich hat.

Der Durchmesser der Hodenröhre erfährt ziemlich bedeutende Veränderungen von ihrem blinden Ende bis zur Mündung nach Aussen. Vom blinden Ende an ist sie auf eine grössere Strecke ausserordentlich fein und durchscheinend, weil die kleinen Zellen, welche hier den Inhalt bilden, noch rein protoplasmatisch sind. Allmählich erweitert sie sich und nimmt eine trübe gelbweissliche Färbung an, welche daher rührt, dass jetzt die in ihr eingeschlossenen Zellen grösser und undurchsichtig geworden sind und kleine Dotterkörnchen in sich abgelagert haben.

Siebold unterscheidet an dem männlichen Geschlechtsapparat der Nematoden 4 Abschnitte, als Hoden, Samenleiter, Samenblase und Ductus ejaculatorius. Die drei letzteren nehmen nur einen geringen Bruchtheil von der Gesammtlänge des Rohres für sich in Anspruch, der weitaus überwiegende Theil fällt auf die eigentliche Hodenröhre. Aeusserlich lassen sich Hoden und Samenleiter nicht gegeneinander abgrenzen.

Die Unterscheidung gründet sich auf die abweichende Beschaffenheit des Inhalts und auf den Bau der Wandung. Mit dem letzteren werden wir uns im Folgenden nicht beschäftigen, sondern uns auf eine Analyse des Inhalts, der eigentlichen Hodenzellen, beschränken.

Zur Untersuchung des Inhalts kann man zwei Verfahren einschlagen: 1) die Elemente nach geeigneter Vorbehandlung durch Zerzupfen isoliren oder 2) sie an Durchschnitten durch die

gehärtete Hodenröhre studiren. Ein jedes Verfahren hat seine Vorzüge, eines ergänzt das andere. Doch haben mir Durchschnitte die meisten Aufschlüsse über die am Kern vor sich gehenden Veränderungen geliefert. Denn die der Reife sich nähernden Samenzellen erreichen eine beträchtliche Grösse und sind wegen zahlreicher, im Protoplasma abgelagerter Dotterkörnchen ziemlich undurchsichtig, so dass dadurch eine scharfe Unterscheidung der Kernstructuren erschwert wird.

Bei beiden Verfahren muss man sich die richtige Aufeinanderfolge der einzelnen Entwicklungsstadien des Hodeninhalts verschaffen.

Es ist ein Hauptvorzug der Nematoden, dass dies möglich ist, da vom blinden Ende bis zum Samenleiter die einzelnen Stadien in continuirlicher Folge und ohne Lücke aneinander gereiht sind. Zu dem Zwecke muss man die in vielen Windungen und Schlingen um den Darm herumgelegte Hodenröhre entwirren und auseinanderlegen, was einige Sorgfalt und Geduld erfordert. Man schneidet, nachdem man den Wurm am vordern und hintern Ende mit Nadeln festgesteckt hat, der Länge nach den Hautmuskelschlauch sorgfältig auf und breitet ihn glatt aus, indem man die Schnittränder mit Nadeln fixirt. Dann präparirt man den Darm mit den umhüllenden Geschlechtsorganen frei und bringt sie in eine flache geräumige Schale mit physiologischer Kochsalzlösung, in welcher man die einzelnen Windungen des Hodens auseinanderlegt. Grössere, frei präparirte Abschnitte überträgt man in der richtigen Reihenfolge in nummerirte Gefässe mit der Conservirungsflüssigkeit. In geeigneten Intervallen wird der Inhalt der viele Meter langen Röhre untersucht, indem man je nach der angewandten Conservirungsmethode ein Stückchen zerzupft oder Schnitte anfertigt.

Wenn man eine möglichst vollständige Reihe der verschiedenen Entwicklungsstadien des Hodeninhalts gewinnen will, muss man von sehr zahlreichen Stellen Querschnitte anfertigen, da auf einem Querschnitt sich alle Zellen auf genau demselben Stadium der Umbildung befinden. Die genaue Durcharbeitung einer einzigen Hodenröhre ist daher eine zeitraubende Arbeit. Ich habe mir dieselbe später zu vereinfachen gesucht, nachdem ich einmal über die richtige Aufeinanderfolge orientirt war. Ich habe den Darm mit dem umhüllenden Geschlechtsapparat im Ganzen ge-

härtet und dann in entsprechenden Intervallen Durchschnitte hindurchgelegt. Da auf einem Schnitt die Hodenröhre wegen ihrer vielfachen Windungen 10—20 Mal in den verschiedenen Gegenden getroffen wird, bietet ein Präparat viele Stadien der Samenbildung dar. Bei der Härtung im Ganzen lösen sich leicht einzelne Schlingen vom Darmrohr ab, da sie nur lose um ihn herumgelegt sind bei dem Mangel eines besondern verbindenden Gewebes. Um dies zu vermeiden, habe ich es für zweckmässig gefunden, nach Eröffnung des Hautmuskelschlauchs, wenn noch alle Theile sich in normaler Lage befinden, um den Darm und die Geschlechtsröhren in geeigneten Entfernungen einen feinen Faden herumzulegen und einzelne Ligaturen zum Zusammenhalten der Theile anzubringen. Dann erst wurden sie vom Hautmuskelschlauch ganz abgetrennt und gehärtet.

Beim Studium der Geschlechtsprodukte gelangte ich bald zu einem Ergebniss, welches zuerst durch Boveri festgestellt worden ist: Ascaris megalocephala kommt im Darmkanal des Pferdes in zwei Arten oder wenn man lieber will, in zwei Varietäten vor, die äusserlich nicht unterschieden zu sein scheinen. Die Verschiedenheit tritt erst bei der mikroskopischen Untersuchung der Geschlechtsprodukte zu Tage.

Boveri erkannte mit scharfem Blick, dass viele sich widersprechende Beobachtungen von van Beneden und von Carnoy daraus zu erklären sind, dass beide Forscher ein verschiedenes Eimaterial untersucht haben. Boveri bezeichnet daher die beiden Eivarietäten nach den Autoren, welche die ausführlichste Beschreibung einer jeden gegeben haben als Typus van Beneden und als Typus Carnoy. Bei dem ersten besitzt der Kern, wenn er sich zur Theilung vorbereitet, nur halb soviel Chromatinschleifen oder allgemeiner ausgedrückt, nur halb so viel chromatische Elemente als der Kern des zweiten Typus.

Boveri vermuthet für die Samenkörper ein Gleiches und findet, dass die Gebilde, welche dem Typus van Beneden angehören, von dem anderen Typus durch ihre etwas geringere Grösse, besonders aber durch das viel geringere Volumen ihres Kernes, der im Ei niemals in zwei Stücke zerfällt, unterschieden sind.

„Es scheint demnach“, heisst es bei Boveri, „dass der Pferdespulwurm wirklich in zwei, wenn auch äusserlich nicht zu

unterscheidenden Varietäten vorkommt, die vor der Hand sich nur dadurch charakterisiren lassen, dass die Geschlechtszellen (Eier und Spermatozoën) der einen Varietät zwei und ihre Embryonalzellen vier, die Geschlechtszellen der anderen nur ein einziges und ihre Furchungszellen zwei Elemente enthalten."

Durch die Untersuchung der Samenbildung habe ich in der That den unwiderleglichen Nachweis führen können, dass auch die männlichen Individuen von Ascaris megalocephala in zwei Arten vorkommen, welche den zwei weiblichen Arten in jeder Beziehung entsprechen, und dass sich durch den ganzen Process der Samenbildung die Verschiedenheit in der Kernstructur bei beiden Arten kund gibt. Ich werde die beiden Arten als Ascaris megalocephala bivalens (Typus Carnoy) und Asc. meg. univalens (Typus v. Beneden) bezeichnen und damit ausdrücken, dass die Kerne der reifen Geschlechtsprodukte im einen Fall zwei chromatische Elemente, im anderen nur ein Element besitzen. Der letztere Fall wird dadurch von besonderem Interesse, weil wir in ihm die chromatischen Elemente des Kerns auf die denkbar geringste Zahl reducirt sehen.

Beide Arten sind von mir gleich eingehend untersucht worden und werden dabei in der folgenden Darstellung in gleicher Weise berücksichtigt werden.

Ich gebe zuerst eine Beschreibung vom Inhalt der eigentlichen Hodenröhre, alsdann vom Inhalt des Samenleiters.

I. Die Hodenröhre.

Der samenbildende Theil oder der eigentliche Hoden reicht vom blinden Ende des Schlauches bis zu der Stelle, wo sich die reifen Samenkörper von der Rhachis ablösen, um dann vom Samenleiter aufgenommen und bis zur Entleerung aufgespeichert zu werden. Sein Inhalt bietet uns ein sehr verschiedenartiges Aussehen dar, je nach der Gegend, welche zur Untersuchung gewählt worden ist. Am Anfang und am entgegengesetzten Ende, welches in den Samenleiter übergeht, findet man die Zellen in lebhafter Theilung begriffen, während die dazwischen liegende Strecke uns die Kerne im Zustand der Ruhe zeigt. Es ist daher zweckmässig, dem Vorschlag von van Beneden und von Julin

zu folgen und die Hodenröhre nach der Beschaffenheit und dem Entwicklungszustand ihres Inhalts in drei Regionen oder Zonen einzutheilen. Die belgischen Forscher bezeichnen den blinden Anfangstheil des Hodens als „région formative", die mittlere als „région de maturation", die dritte als „région de multiplication". Ich werde dafür die Ausdrücke Keimzone, Wachsthumszone und Reife- oder Theilzone gebrauchen. Alle drei Zonen lassen sich wegen der auffallenden Merkmale, die sie darbieten, leicht kennzeichnen.

In der Keimzone besitzt die Hodenröhre den geringsten Durchmesser und zeichnet sich äusserlich auch durch ihre Durchsichtigkeit aus. Sie fällt daher am lebenden, geöffneten Thier den dickeren und trüberen Schlingen des Hodenschlauchs gegenüber weniger in die Augen. Sie schliesst kleine, protoplasmatische, von Einschlüssen freie Zellen ein, in denen man sehr häufig Kerntheilungsfiguren wahrnimmt (Taf. I. Fig. 1—6; Taf. II. Fig. 1—4). Auf einem Querschnitt findet man nicht selten 6 bis 10 Zellen in Theilung. In der ganzen Keimzone geht daher eine lebhafte Zellvermehrung vor sich.

Im Gegensatz hierzu zeichnet sich der zweite Abschnitt, „die Wachsthumszone" durch die vollständige Abwesenheit von Theilungsfiguren aus. Der Kern befindet sich durchweg im bläschenförmigen Stadium der Ruhe. (Taf. I. Fig. 8—13. Taf. II. Fig. 6, 32.) Dagegen nehmen jetzt die durch Vervielfältigung in der Keimzone herangebildeten Elemente allmählich an Grösse zu, sie lagern hierbei glänzende Dotterkörnchen in ihr Protoplasma ab und verlieren mehr und mehr ihre durchsichtige Beschaffenheit. Ihr Umfang wächst dabei auf das zehnfache ihrer ursprünglichen Grösse heran. Ihr Kern gewinnt dann das Aussehen eines Keimbläschens. Aus dem Stadium der Vervielfältigung sind somit die Elemente der Hodenröhre in ein Stadium der Ruhe eingetreten, welches sie zur Vermehrung ihrer Substanz ausnutzen.

An das Stadium der Ruhe schliesst sich hierauf in dem dritten Abschnitt, in der Reife- oder Theilzone, wieder ein Stadium erneuter Vermehrung an. Jede Zelle zerfällt jetzt durch zwei Theilungen, die sich unmittelbar aneinander anschliessen, in 4 Elemente, welche sich direct zu den befruchtenden Samenkörpern umbilden. (Taf. I. Fig. 25, 26. Taf. II. Fig. 21—27. Taf. III.) Die in der Theilzone entstandenen Samen-

körper treten nun in den ausführenden Abschnitt des Geschlechtsapparates, in den Samenleiter und die Samenblase, ein.

Die drei so gekennzeichneten Regionen des Hodens stellen drei wichtige Etappen im Process der Samenbildung vor. Die in ihnen eingeschlossenen Zellen zeichnen sich durch so hervorstechende Merkmale gegeneinander aus, dass es sich empfiehlt, sie mit besonderen Namen zu belegen. Die von La Valette St. George vorgeschlagene Terminologie hat sich wohl in der Literatur am meisten eingebürgert. Er nennt die jüngsten Zellen, welche jungen Eizellen durchaus vergleichbar sind, die Spermatogonien oder Ursamenzellen, die Producte der ersten Theilungen die Spermatocyten und die aus diesen durch Theilung hervorgehenden Endzellen die Spermatiden. Diese verwandeln sich direct in die Spermatosomen, Samenkörper oder Samenfäden um. Auf unseren besonderen Fall angewandt, so sind die in der Keimzone enthaltenen Zellen, die sich durch lebhafte Theilung stark vermehren, als Ursamenzellen (Spermatogonien) zu bezeichnen. (Taf. I. Fig. 1—6; Taf. II. Fig. 1—4.) Van Beneden nennt sie Spermatomeren und bemerkt dazu, dass die Spermatomeren zu den Spermatosomen in demselben Verhältniss stehen, wie die Ureier zu den eigentlichen Eiern. Ich kann diese Namengebung, da sie von der am meisten gebräuchlichen Bezeichnungsweise La Valette's abweicht, nicht adoptiren, lege vielmehr abweichend von van Beneden den Namen Mutterzellen (Spermatomeren) den Elementen bei, die durch Vervielfältigung der Ursamenzellen entstanden in die Wachsthumszone eingetreten sind und eine Zeit der Ruhe durchzumachen haben, ehe sie in eine letzte Theilperiode eintreten. (Taf. I. Fig. 8, 9, 13; Taf. II. Fig. 6, 32.) Die Samenmutterzellen würden etwa den Spermatocyten La Valette's entsprechen, würden sich aber hier schärfer characterisiren lassen, als es in den Arbeiten des Bonner Anatomen geschehen ist.

Durch zweimalige Theilung der Samenmutterzellen, welche im 3. Abschnitt der Hodenröhre oder der Theilzone vor sich geht, entstehen schliesslich die Samenzellen. (Taf. III. Fig. 19—21, 39.) (Spermatiden La Valette's, Spermatocyten van Benedens.) Sie sind einer weiteren Theilung nicht mehr fähig und wandeln sich direkt in die reifen Samenkörper oder Samenfäden um (Spermatosomen, Spermatozoen). Diese Um-

wandlung erfolgt bei den Nematoden allmählig im Samenleiter und in der Samenblase und erlangt ihren vollständigen Abschluss sogar erst in der Gebärmutter der weiblichen Thiere, nachdem die Samenkörper durch die Begattung in dieselbe eingeführt worden sind.

a) Der Inhalt der Keimzone.

Wie schon den älteren Forschern bekannt war, zeichnen sich die Geschlechtsprodukte der Nematoden durch die Eigenthümlichkeit aus, dass sie anstatt frei in der Ei- oder Hodenröhre zu liegen, durch feine Fäden mit einer centralen Protoplasmamasse, der sogenannten Rhachis, verbunden sind. (Taf. IV. Fig. 1, 7.) Munk hat eine gute Beschreibung derselben gegeben. Namentlich aber verdanken wir den beiden belgischen Forschern van Beneden und Julin sehr detaillirte und genaue Angaben, die ich in jedem Punkte bestätigen kann.

Nahe dem blinden Ende der Röhre (Taf. IV. Fig. 1) bildet die Rhachis einen centralen feinen Faden, welchem die sie einhüllenden Ursamenzellen mit kurzen Stielen aufsitzen. Bald aber verliert sie diese einfache Beschaffenheit, welche im Eierstock durchweg bestehen bleibt. In demselben Maasse als die Hodenzellen durch Theilung zunehmen und das Rohr dicker wird, so dass es auf dem Querschnitt eine stetig sich vorgrössernde Anzahl von Zellen erkennen lässt (Taf. IV. Fig. 7), im demselben Maasse verändert sich auch die Rhachis und zwar in der Weise, dass sie feine Protoplasmascheidewände in die Zellenmasse hineinschickt und sie dadurch in einzelne Abtheilungen zerlegt. Es ist dies ein Mittel, um die Oberfläche der Rhachis zu vergrössern und den zahlreicher gewordenen Hoden-Zellen Ansatzpunkte für ihre Stiele zu gewähren.

Van Beneden und Julin bezeichnen die von der Rhachis ausgehenden Protoplasmalamellen als lames rachidiennes; die zwischen ihnen gelegenen Räume nennen sie espaces interrachidiens und die in diesen eingeschlossenen Haufen von Zellen lobes interrachidiens. Ich werde mich im Folgenden der Ausdrücke Rhachislamellen und Zellsäulen oder Zellstränge bedienen.

Ueber die eigenthümliche Einrichtung geben uns am besten zwei Querschnitte Aufschluss, die durch einen dünnen und einen etwas dickeren Abschnitt der Hodenröhre angefertigt worden

sind. (Taf. IV. Fig. 1 u. 7.) Für gewöhnlich ist an solchen Querschnitten von der Verbreitung der Rhachislamellen wenig zu sehen, da die Hodenzellen dicht zusammengedrängt sind und die zu ihrer Verbindung dienenden feinen Protoplasmalamellen und Fäden verdecken. Durch Zufall wurde ich mit einem Verfahren bekannt, welches Präparate von schematischer Klarheit lieferte. Durch einen in Osmiumsäure gehärteten Hodenschlauch hatte ich feine Querschnitte nach vorausgegangener Paraffineinbettung angefertigt. Um die Osmiumschwärzung zu entfernen, bedeckte ich jeden Schnitt, nachdem er mit Nelkenöl-Collodium auf den Objectträger aufgeklebt und vom Paraffin befreit und wieder mit Wasser durchtränkt worden war, mit einem grossen Tropfen Wasserstoffsuperoxyd und liess das Präparat so 24 Stunden in der feuchten Kammer verweilen. Durch das Wassersuperoxyd war eine Schrumpfung der Zellen hervorgerufen worden und in den so entstandenen Lücken trat die ganze Ausbreitung der Rhachis, namentlich nach Färbung mit Heidenhains Hämatoxylin auf das deutlichste hervor.

Auf dem Querschnitt durch ein feinstes Rohr (Taf. IV. Fig. 1) sieht man von dem centralen Protoplasmastrang 4 Fortsätze nach verschiedenen Richtungen ausgehen. Da sich dasselbe Bild auf jedem Querschnitt wiederholt, so folgt daraus, dass jeder Fortsatz der Querschnitt einer continuirlichen Lamelle ist, die nach Aussen in die Masse der Ursamenzellen hineindringt und sie in einzelne Stränge zerlegt. Nach ihrer Kante zu löst sich die Lamelle in feine Fäden auf, an denen die einzelnen Zellen festsitzen.

Je mehr sich das Samenrohr verdickt, um so complicirter wird die Structur der Rhachis, bis das in Figur 7 dargestellte Bild zu Stande kommt. In der Mitte des Rohrs verläuft eine quer durchgeschnittene feine Protoplasmalamelle, die in ihrer Mitte am dünnsten ist, nach ihren Kanten zu sich verdickt. Da sie die Verlängerung des im jüngsten Theil des Hodens allein vorhandenen centralen Protoplasmastranges ist, kann sie als Grundlamelle der Rhachis bezeichnet werden. An ihren verdickten Kanten, wo sich das feinkörnige Protoplasma hauptsächlich angehäuft findet, spaltet sie sich in je zwei secundäre Lamellen. Diese weichen hierauf unter stumpfem Winkel nach entgegengesetzten Richtungen auseinander, verdicken sich nach ihren Kanten zu abermals

und spalten sich in je 2 Lamellen dritter Ordnung. Dass man es hier wirklich mit zusammenhängenden Lamellen und nicht mit Fortsätzen zu thun hat, lehrt die Gleichheit des Bildes, welches jeder der aufeinander folgenden Querschnitte darbietet. Durch die 8 Rhachislamellen dritter Ordnung wird der Inhalt der Hodenröhre in 8 Zellstränge oder Zellsäulen zerlegt. In diese säulenartige Anordnung gewähren Längsdurchschnitte den besten Einblick. So zeigt uns Taf. IV. Fig. 8 ein kleines Stück eines Längsschnittes, in welchem uns drei Rhachislamellen entgegentreten. Dieselben verlaufen in ziemlich gleichen Abständen auf grössere Entfernung genau parallel zueinander. Sie stellen feine protoplasmatische Scheidewände dar, durch welche die dicht zusammengedrängten Hodenzellen in vier Stränge oder Säulen abgetheilt sind.

Wie schon van Beneden und Julin richtig hervorheben, sind die Ursamenzellen hauptsächlich mit den Rhachislamellen letzter Ordnung verbunden. Diese lösen sich in Protoplasmafäden auf, die sich noch weiter verästeln, nach verschiedenen Richtungen auseinanderweichen und an Samenmutterzellen ansetzen. Die zu einem Strang gehörigen Zellen vertheilen sich also immer auf die Ausläufer zweier Endlamellen, sind aber auf dem Durchschnitt so dicht zusammengedrängt, dass sich nicht entscheiden lässt, was zu dem einen, was zu dem anderen Gebiet hinzugehört.

Die Rhachislamellen zweiter Ordnung sind fast nackt und geben nur wenige Ausläufer zum Ansatz für die Samenmutterzellen ab. Ich finde daher nicht einen so scharfen Unterschied zwischen den Haupt- und Endlamellen durchgeführt, wie ihn van Beneden und Julin beschreiben. „Aucune cellule“, heisst es bei ihnen, „ne se trouve fixée directement sur les branches primaires de la croix; toutes se rattachent par leurs pédicules aux rameaux terminaux, du côté de la lame rachidienne, par une surface convexe regulièrement arrondie. C'est là une conséquence du mode de multiplication des spermatomères pédiculées dés l'origine. Le caractère distinctif du rachis, dans toute l'étendue de la région formative, c'est de constituer une formation unique, d'avoir ses branches principales dénudées, de ne porter des cellules pédiculées que sur ses rameaux terminaux.“

Eine vergleichende Untersuchung der mit Stielen an der Rhachis befestigten Ursamenzellen ergibt, dass sich ihre An-

zahl und ihre Grösse in verschiedenen Abschnitten der Keimzone nicht unwesentlich verändert. Nahe dem blinden Ende des Schlauchs, wo derselbe den geringsten Durchmesser aufweist, trifft man im Querschnittsbild 5—8 Zellen nebeneinander, welche einen Durchmesser von 25 μ erreichen. Von da bis zum Anfang der Wachsthumszone nimmt ihre Zahl unter Vergrösserung des Hodenrohrs bedeutend zu und beträgt bald das Zehnfache und mehr von der oben angegebenen Zahl. Ihr Umfang hat sich dabei verkleinert. Die geringste Grösse bieten schliesslich die Elemente in der Gegend dar, in welcher der Prozess der Theilung sein Ende gefunden hat, und der zweite Abschnitt der Röhre, der oben als Wachsthumszone unterschieden wurde, seinen Anfang nimmt. Diese kleinsten, durch wiederholte Theilungen der Ursamenzellen entstandenen Elemente (Taf. II. Fig. 5 u. 6) müssen wir als die jungen Samenmutterzellen bezeichnen. Sie weisen durchschnittlich eine Grösse von nur 12—15 μ auf. In der ganzen Keimzone zeigen die Zellen ein feinkörniges, von Einschlüssen freies Protoplasma. Das meiste Interesse bieten die an den Kernen vor sich gehenden Veränderungen dar.

Am Anfang der Keimzone enthalten die Ursamenzellen grosse bläschenförmige Kerne, die entweder eiförmig oder mehr in einer Richtung stark verlängert sind. (Taf. I. Fig. 1. Taf. II. Fig. 4.) Das Chromatin ist im Ruhezustand in einem Netzwerk angeordnet, in dessen Maschen 1—2 kleine Nucleolen eingebettet sind.

In einiger Entfernung vom blinden Ende treten häufig Kerntheilungen auf; sie werden zuweilen so zahlreich, dass man auf einem Querschnitt 10 Zellen gleichzeitig in der Vorbereitung zur Theilung trifft. Oft liegen ihrer 2 oder 3 dicht nebeneinander. Wie auch van Beneden und Julin bemerkt haben, ist das Stadium, welches weitaus am häufigsten zur Anschauung kommt und daher wohl die längste Zeit in Anspruch nehmen muss, die Spindel mit ungetheilter Aequatorialplatte. Für uns aber bietet gerade dieses Stadium ein besonderes Interesse, weil uns hierbei zum ersten Mal der wichtige Unterschied zwischen den beiden Arten von Ascaris megalocephala leicht erkennbar wird.

Bei der einen Art, der Ascaris megalocephala univalens (Typus van Beneden), besitzt die Aequatorialplatte stets, wie ich in einer grossen Anzahl von Fällen habe feststellen können,

nur 2 chromatische Elemente (Taf. I. Fig. 3—6). Dieselben erkennt man am besten, wenn man die Kernfigur entweder ganz vom Pol der Spindel aus oder in schräger Lage sieht. Bei dieser Ansicht überzeugt man sich, dass jedes chromatische Element ein oft wie ein Fragezeichen gewundener Faden ist, der an seinen Enden eine geringe keulenförmige Anschwellung aufweist. Ab und zu ist auch der Faden zu einer Spirale aufgewunden. Die beiden chromatischen Schleifen sind durch Quertheilung eines einzigen Fadens entstanden, der aus dem Ruhezustand des Kernes hervorgegangen ist. Denn einige Male habe ich auch Zellen getroffen mit einem einzigen, mehrere Windungen beschreibenden Faden, welcher die doppelte Länge einer Chromatinschleife besass (Taf. I. Fig. 2). Wenn man die Spindel von der Seite sieht, lässt sich die Anzahl der chromatischen Elemente weniger genau bestimmen, da meist eine die andere zum Theil zudeckt. An Canadabalsampräparaten sind die Spindelfasern, sowie auch die Polstrahlungen nicht sehr scharf ausgeprägt, obwohl durchaus wahrnehmbar. Dagegen sind mit seltener Deutlichkeit die Polkörperchen zu sehen, namentlich nach Färbung mit Säurefuchsin (Taf. I. Fig. 4 u. 5). Sie erscheinen als kleine, gegen die Umgebung deutlich abgesetzte, intensiv roth gefärbte Kügelchen, zu denen die Spindelfasern convergiren. Sie bilden den Mittelpunkt von einer Polstrahlung. „Des corpuscules polaires bien colorés en rose“ heisst es bei van Beneden, „se voient toujours distinctement au centre d'asters très apparents.“

Von der eben besprochenen Art unterscheidet sich die zweite Art, die Ascaris megalocephala bivalens (Typus Carnoy) in leicht kenntlicher Weise dadurch, dass sich bei der Kerntheilung die doppelte Anzahl chromatischer Elemente bildet (Taf. II. Fig. 1—3). Man erhält Bilder, welche den bekannten Theilungsstadien der Ascaris-Eier ganz auffallend gleichen. Nur bei Betrachtung der Aequatorialplatte vom Pol aus (Fig 1 u. 2) lassen sich die 4 Kernschleifen mit ihren kolbig verdickten Enden gut verfolgen. Sie sind stets stark gewunden; dabei kreuzen sich zuweilen zwei in ihrem Verlauf. Bei schräger Ansicht der Spindel ist eine Zählung der vier Schleifen meist auch noch möglich (Taf. II. Fig 3). Dagegen gelingt es nicht, wenn die Spindel genau horizontal liegt, so dass man die Aequatorialplatte von der Kante sieht. Denn da die Windungen der 4 Schleifen ziemlich genau

in einer Ebene erfolgen, decken sie sich bei der Ansicht von der Kante und rufen den Eindruck einer zusammenhängenden Chromatinplatte hervor. Die dunkelroth gefärbten Polkörperchen markiren sich wieder mit auffallender Deutlichkeit. Ab und zu sah ich auch Ursamenzellen mit getheilter Aequatorialplatte und die Tochterplatten nahe an die Polkörperchen herangerückt.

Van Beneden und Julin geben an, dass sie auf dem Stadium der Aequatorialplatte zwei, drei oder vier Chromatinschleifen gezählt hätten. Sie lassen also die Zahl bei Ascaris eine schwankende sein, ein auffallendes Ergebniss, wenn man die bisher gewonnenen zahlreichen Beobachtungen im Auge hat, nach welchen für jede Thierart die chromatischen Elemente bei der Kerntheilung eine ganz gesetzmässige ist. Die obige Angabe lässt sich aber wohl in befriedigender Weise durch die Annahme erklären, dass van Beneden und Julin, ohne es bemerkt zu haben, die Samenbildung bald bei dieser, bald bei jener Varietät von Ascaris megalocephala untersucht und daher bald zwei, bald eine Chromatinschleife gezählt haben. Auch bei seinen Untersuchungen über das Ei hat v. Beneden beide Ascarisarten benutzt, worauf schon Boveri aufmerksam gemacht hat. Die Angabe, dass eine Aequatorialplatte drei Schleifen enthalten habe, kann ich mir nur so erklären, dass durch den Schnitt eine vierte Schleife abgetrennt worden ist.

Durch die Annahme einer wechselnden Anzahl von 2 bis 4 chromatischen Elementen sind van Beneden und Julin wahrscheinlich noch zu einer anderen Vorstellung veranlasst worden, welcher ich gleichfalls nicht beipflichten kann. Dieselbe betrifft den Ursprung der sogenannten Globules résiduels oder, wie ich sie nennen will, der Hodenzwischenkörperchen. Van Beneden und Julin haben dieselben zum ersten Mal entdeckt und eine in jeder Beziehung zutreffende Beschreibung derselben gegeben. Die Zwischenkörperchen (Taf. I. Fig. 7. Taf. II. Fig. 35) sind recht sonderbare, kleine, bald kugelige, bald birnförmige Gebilde, welche vereinzelt zwischen den Ursamenzellen vorkommen. Am Anfang der Keimzone finden sie sich selten und nehmen von da nach der Zone des Wachsthums an Menge zu, so dass man auf einem Schnitt immer einige antrifft (Taf. IV. Fig. 8). In ihrer Gesammtzahl bleiben sie hinter den Ursamenzellen weit zurück. Ihre Grösse beträgt circa 6 μ.

An gefärbten Präparaten zeigen sich die Zwischenkörperchen aus zwei Substanzen zusammengesetzt; 1) aus einer protoplasmatischen Grundlage, die homogen ist und sich nicht mitfärbt, und 2) aus einer stark färbbaren Substanz. Letztere nimmt Farbstoffe ebenso begierig auf und hält sie mit derselben Energie fest, wie die Kernschleifen der Theilungsfiguren. Wenn daher auf einem Schnitt durch starkes Entfärben (bei Boraxcarmin mit Salzsäuregemisch, bei Alaunfuchsin durch doppelchromsaures Kali) die ruhenden Kerne farblos geworden sind, haben die Zwischenkörperchen den Farbstoff noch nicht abgegeben und lassen sich jetzt am leichtesten auffinden und zählen, da sie nicht durch andere gefärbte Theile verdeckt werden. Im ungefärbten Zustand ist die Substanz glänzend und homogen. Sie macht in jeder Beziehung den Eindruck, dass sie aus Chromatin oder Nuclein besteht, zu welchem Resultat auch van Beneden und Julin gelangt sind.

Die Form, welche der Chromatinkörper in den Zwischenkügelchen aufweist, wechselt etwas. In der Keimregion besteht das Chromatin aus einem oder zwei gewundenen kurzen, dicken Fäden oder bildet ein gelapptes Körperchen (Taf. I. Fig. 7; Taf. II. Fig. 35 a und b), selten zeigt es eine schwammige Beschaffenheit wie ein dichtes Kerngerüst (Fig. 35 f.). Am Anfang der Wachsthumszone, wo die Zwischenkörperchen gleichfalls nicht fehlen, bieten sie das in den Figuren wiedergegebene typische Bild dar (Taf. II. Fig. 35 c, d, e). Das Chromatin sitzt bei seitlicher Ansicht dem protoplasmatischen Kügelchen an einem Pole wie eine Mütze auf. Bei Betrachtung der Mütze von oben sieht man an ihrem Rande vier hakenförmig gekrümmte, dicke, kurze Fortsätze ausgehen (Fig. 35 c).

Wie sind die Zwischenkörperchen entstanden und was haben sie zu bedeuten? Van Beneden und Julin sind geneigt, die corps residuels im Hoden den Richtungskörperchen zu vergleichen, wie sie bei der Eireife gebildet werden. „Nous inclinons à croire que chaque spermatomère expulse successivenent, après avoir subi une métamorphose karyokinétique, deux globules résiduels; le noyau réduit, à la suite de cette expulsion, ne renferme plus que deux anses chromatiques.“ „Les corpuscules résiduels seraient donc aux spermatomères ce que les globules polaires sont aux oeufs.“ Die belgischen Forscher suchen für diese

Ansicht auch Beweise beizubringen. Sie sahen häufig in ihren Präparaten in unmittelbarer Nachbarschaft einer Zelle mit Aequatorialplatte und in der Mitte zwischen beiden Polstrahlungen ein Zwischenkörperchen, manches Mal auch deren zwei und fanden in diesen Fällen, dass die Aequatorialplatte nur drei und manches Mal selbst nur zwei Chromatinschleifen einschliesst. Da nun ausserdem der Kernfaden des Zwischenkörperchens sich in nichts von einer Chromatinschleife des benachbarten Kerns unterscheiden lässt, ziehen sie den Schluss, dass auf dem Stadium der Aequatorialplatte eine Chromatinschleife ausgestossen und umgeben von einer hyalinen Substanz, welche nach ihnen vom achromatischen Theil des Kerns abzustammen scheint, zu einem Zwischenkörperchen wird. Einige Male glauben sie letzteres noch in der Zelle eingeschlossen gesehen zu haben. Im Uebrigen wird am Schluss der Mittheilung der beiden belgischen Forscher hervorgehoben, dass ihre Beobachtungen über den Ursprung der Zwischenkörperchen nicht genügend gewesen sind, um ein definitives Urtheil zu gestatten.

Mir scheint es, dass bei der Frage nach dem Ursprung der Zwischenkörperchen van Beneden und Julin sich allzu sehr haben von der Ansicht bestechen lassen, dass die räthselhaften Gebilde den Richtungskörpern der Eier gleichwerthig sind. Ein solcher Vergleich ist aber nicht haltbar, so verlockend er auch auf den ersten Blick erscheinen mag. Denn würden von jeder Samenmutterzelle zwei Zwischenkörperchen oder selbst nur ein einziges gebildet, so müsste ihre Anzahl in der Wachsthumszone eine ausserordentlich viel grössere sein, als es thatsächlich der Fall ist. Auf jede Samenmutterzelle müssten doch ein oder zwei solcher Körperchen kommen, während man auf vielen Querschnitten überhaupt nur eines oder zwei zwischen 50 und mehr Zellen antrifft. Ferner fällt gegen den Vergleich in die Wagschale, dass die Zwischenkörperchen ganz am Anfang der Samenbildung, die Richtungskörperchen aber am Schluss der Eireife entstehen. Ueber diese zeitliche Verschiedenheit des Ursprungs kann man nicht ohne Weiteres hinwegsehen. Wichtiger aber als dies Alles ist ein dritter Grund. Am Ende der Samenbildung findet in dem dritten Abschnitt des Hodenschlauchs oder in der Reifezone ein Vorgang statt, welcher in jeder Beziehung der Entwicklung der Richtungskörperchen entspricht. Der Beweis für diese Behauptung

wird später erbracht und damit bewiesen werden, dass die Zwischenkörperchen etwas von den Richtungskörperchen der Eier grundverschiedenes sind. Welche andere Bedeutung könnte ihnen dann aber zukommen?

Mir scheint die Angelegenheit einfach in der Weise ihre Erledigung zu finden, dass die Zwischenkörperchen nichts anderes als verkümmerte, zu Grunde gehende Hodenzellen sind. Bei den sich häufig wiederholenden Theilungen fällt vielleicht bei einigen Theilprodukten die Protoplasmamenge in Folge der Concurrenz der übrigen an der Rhachis festsitzenden Zellen so gering aus, dass ihre Lebensfähigkeit erlischt und die Kerntheile gar nicht wieder zum bläschenförmigen Stadium zurückkehren, sondern sich in die stark färbbaren Chromatinklumpen umbilden. Beweisen kann ich freilich diese Ansicht nicht in der Weise, dass ich sage, ich habe die Degeneration einer Hodenzelle zu einem Zwischenkörperchen verfolgen können, dagegen möchte für sie der Umstand sprechen, dass die Zwischenkörperchen, wie ich durch eigene Anschauung mich überzeugt habe, in ihrem Aussehen sehr ähnlich sind den degenerirten Samenbildungszellen, welche von Flemming und Hermann im Salamanderhoden während der Sommermonate ebenfalls gerade zur Zeit der regsten Zellenvermehrung beobachtet worden sind. Durch Rückbildung des Kerns entsteht auch hier ein besonders stark färbbarer Chromatinklumpen, der gewöhnlich die Form einer Kugelschale annimmt, die Zelle selbst ist verkleinert. „Irgend eine Beziehung zur Spermatogenese“, bemerkt Flemming, „kann diese Erscheinung keinesfalls haben, da sie zu einer viel früheren Zeit auftritt als jene.“ „Nach dem ganzen Habitus handelt es sich offenbar um Processe der Degeneration und des Untergangs von Kernen und Zellen, die aus einstweilen unbekannten Ursachen zur Zeit der Epithelwucherung in manchen Cysten eintreten, und die, wenn auch in der Form nicht ganz gleichartig, am nächsten vergleichbar erscheinen mit der chromatischen Entartung der Kerne im ovarialen Follikelepithel.“

Bei Besprechung derselben Befunde erinnert Hermann in zutreffender Weise daran, „dass gerade in den keimbereitenden Organen eine spätere theilweise Atrophie des ursprünglich gebildeten Zellmaterials etwas ganz gewöhnliches sei, wie dies namentlich für das Ovarium als allbekannte Thatsache zu betrach-

ten ist.“ „Auch dürfe es nicht Wunder nehmen, dass die Samenzellen, noch bevor sie in den Process der Reifung eintreten, also gewissermaassen in jugendlichem Zustand, der Zerstörung anheimfallen, da wir auch sehen, dass die Atresie der Eifollikel im Säugethierovarium vorzugsweise an solchen Follikeln erfolgt, die von ihrer definitiven Grösse noch weit entfernt sind. Die Anlage von keimbereitendem Material finde aber in solcher Reichhaltigkeit statt, dass es nur natürlich erscheinen müsse, wenn einzelne Zellencomplexe, durch die allgemein so intensiv erfolgende Neubildung in ungünstige Ernährungsverhältnisse gebracht, die definitive Reife nicht erlangen, sondern schon früher im Kampf um's Dasein zu Grunde gehen.“

Hiermit beschliesse ich die Untersuchung der Keimzone und gehe zum folgenden Abschnitt über.

b) Der Inhalt der Wachsthumszone.

Durch die sich in der Keimzone häufig wiederholenden Theilungen sind die Zellen sehr klein und alle von gleicher Grösse geworden. Sie treten jetzt gleichzeitig in ein längeres Stadium der Ruhe ein, das sie zu ihrem Wachsthum benutzen. Wir bezeichnen die aus dem wiederholten Theilungsprozesse hervorgegangene, in das Ruhestadium eintretende Zellengeneration als die Generation der Samenmutterzellen. Sie zeigen am Beginn der Wachsthumszone, wo der Hodenschlauch noch einen geringen Durchmesser aufweist, eine charakteristische Beschaffenheit, an welcher sie leicht zu erkennen sind. Ihr Zellenkörper besteht aus feinkörnigem Protoplasma, das noch keine Dotterkörner abgelagert hat (Taf. II. Fig. 5 u. 6). Ihr Kern ist sehr chromatinreich und Anfangs ohne Kernmembran, die erst allmählich deutlicher hervortritt. Das Chromatin bildet ein dichtes, feines Netzwerk mit sehr engen Maschen. Eine eigenthümliche Lage und Form zeigt der Nucleolus. Er findet sich stets an der Grenze zwischen Kerngerüst und Protoplasma und stellt meist einen kleinen, plattgedrückten und scheibenförmigen Körper dar, der sich in Alaunfuchsin besonders lebhaft färbt. An Osmiumpräparaten, die zerzupft mit Alaunfuchsin gefärbt werden, lässt sich der Farbstoff aus dem chromatischen Kerngerüst leicht wieder ausziehen, so dass nur die Nucleoli in leuchtend rother

Farbe hervortreten. Da zeigen sie zuweilen Formen, die vom gewöhnlichen Habitus sehr abweichen (Taf. II. Fig. 34). Ihre Substanz ist zu einem feinen gekrümmten Faden, mit kolbig verdickten Enden ausgezogen und schmiegt sich in dieser Form an die Oberfläche des Chromatingerüstes an. Oder es findet sich neben dem scheibenförmigen Nucleolus noch ein viel kleinerer Nebennucleolus von kugeliger oder stäbchenförmiger Gestalt. Aus dieser Verschiedenheit der Formen kann man schliessen, dass die Substanz des Nucleolus oder das Paranuclein amöboide Bewegungen auszuführen im Stande ist.

Die eigenthümliche Kernform scheint im Laufe der Spermatogenese auch bei anderen thierischen und pflanzlichen Objecten vorzukommen. Was die Pflanzen anbetrifft, so entstehen bei den Phanerogamen durch Theilung der Ursamenzellen kleine Gebilde, die allmählich zu den grossen Pollenmutterzellen auswachsen. Diese kleinen Elemente zeichnen sich gleichfalls durch ein feinmaschiges Kerngerüst aus, welchem der homogene, eigenthümlich glänzende Nucleolus, den Strasburger als Secretkörperchen bezeichnet, als eine Scheibe oberflächlich aufsitzt.

Vielleicht sind in derartigen, anscheinend geringfügigen Uebereinstimmungen Gesetzmässigkeiten verborgen, die wir später einmal besser überschauen werden, wesswegen ich an dieser Stelle wenigstens die Aufmerksamkeit auf solche Verhältnisse gelenkt haben will.

In der Wachsthumszone des Hodens erfahren die kleinen Samenmutterzellen allmählich Veränderungen, die für beide Arten von Ascaris megalocephala gemeinsam dargestellt werden sollen, nämlich Veränderungen 1) in der Grösse und in der Beschaffenheit ihres Zellkörpers, 2) in der Befestigungsweise an der Rhachis und 3) in der feineren Structur ihres Kerns.

Von 15 μ Durchmesser wächst allmählich jede Ursamenzelle bis zu einem Durchmesser von 35—40 μ; sie vergrössert sich also etwa um das zwei- bis vierfache. In Folge dieses beträchtlichen Wachsthums kommt es, dass am Ende der Wachsthumszone auf einem Querschnitt die Anzahl der Samenmutterzellen eine viel kleinere als am Anfang ist, trotzdem das Hodenrohr an Dicke erheblich zugenommen hat. Das Protoplasma verliert jetzt seine durchscheinende, homogene Beschaffenheit. Kleine, glänzende Dotterkörnchen lagern sich in ihm ab. Sie nehmen rasch an

Zahl und Grösse zu, bis schliesslich der Zellkörper ganz dicht von ihnen erfüllt ist (Taf. I. Fig. 13—15. Taf. II. Fig. 32. 10—12). Die Form der Dotterkörner ist eine ovale. Durch Färbung mit Alaunfuchsin lässt sich noch eine besondere Structur an ihnen zur Anschauung bringen. Während das Dotterkorn selbst sich entfärbt, tritt an seiner Oberfläche ein stäbchenförmiger Körper hervor, welcher mit der Längsachse des Ovals zusammenfällt und durch seine dunkelrothe Färbung zu erkennen ist (Taf. I. Fig. 15). Vielleicht handelt es sich um eine Substanz, die mit der Bildung und dem Wachsthum des Dotterkornes in Beziehung steht. Vergleichende Untersuchungen über die Bildung der geformten Einschlüsse im Protoplasma werden vielleicht hierüber Aufschlüsse geben.

Zweitens gehen Veränderungen an der Rhachis vor sich. Dieselben lassen sich an Querschnitten nicht erkennen, sondern wollen an Isolationspräparaten untersucht sein. Da ich selbst diesem Gegenstand, als dem Zweck dieser Arbeit ferner liegend, keine Aufmerksamkeit geschenkt habe, beschränke ich mich auf eine kurze Wiedergabe der von Munk, Schneider und v. Beneden-Julin erhaltenen Ergebnisse. Danach verliert die Rhachis ihre einheitliche Form, indem die primären Lamellen eingezogen werden und schwinden, die Endlamellen werden auf diese Weise selbständige Bildungen, an denen die Hodenzellen mit ihren Stielen festsitzen. Wenn man daher jetzt den Hodenschlauch öffnet und zerzupft, erhält man mehrere selbständige Protoplasmastränge oder Rhachiden, jede umhüllt von Samenmutterzellen. Ab und zu hängen indessen die Rhachiden noch durch Querbrücken unter einander zusammen. Auch in das Protoplasma dieses verbindenden Gerüstes sind Dotterkörnchen abgelagert. Es besteht in der Mitte der Wachsthumszone aus stärkeren Aesten, nach dem dicken Abschnitt des Hodens zu verdünnen und verlängern sich dieselben. Nicht jede Samenmutterzelle hängt durch einen eignen Stiel direct mit der Rhachis zusammen, sondern verbindet sich durch einen kürzeren Protoplasmastrang mit einer Nachbarzelle, aus der sie ohne Zweifel durch Theilung hervorgegangen ist. So findet man an Zupfpräparaten dann öfters Zellen, von denen an 2 Polen nach entgegengesetzten Richtungen Protoplasmastränge abgehen, ein Verhalten, auf welches schon Munk seiner Zeit aufmerksam gemacht hat.

Die dritte Veränderung betrifft den Kern. Mit der Vergrösserung der Zelle Schritt haltend, wächst er bald zu einem ansehnlichen, einem Keimbläschen vergleichbaren Gebilde heran, das sich nunmehr durch eine scharf conturirte Kernmembran gegen das Protoplasma abgrenzt. Seine Vergrösserung beruht hauptsächlich auf einer Zunahme des Kernsaftes (Taf. I. Fig. 8—12. Taf. II. Fig. 31, 32). Dabei schwindet das oben beschriebene, gleichmässig entwickelte, dichte Kernnetz (Taf. II. Fig. 5) und macht eine Reihe von Umwandlungen durch, die für einzelne Stadien des Wachsthums characteristisch sind.

Bei kleinen und mittelgrossen Samenmutterzellen (Taf. I. Fig. 8 u. 9. Taf. II. Fig. 32. Taf. III. Fig. 1—3) sammelt sich die chromatische Substanz meist an einer Stelle der Kernmembran zu einem dichteren, verschieden geformten Klumpen an, der eine fein spongiöse Beschaffenheit zeigt und daher bei scharfer Färbung körnig aussieht. Von dem Klumpen gehen dicke und feinere Fäden aus, die sich theils an der Innenfläche der Kernmembran ausbreiten, theils den Binnenraum des Kerns durchsetzen und hie und da durch Querfädchen verbunden sind. Sie bestehen aus einer homogenen Grundsubstanz (Linin der Botaniker), in welche grössere und kleinere Chromatinkörnchen eingebettet sind.

Wenn die Samenmutterzellen zu ihrer vollen Grösse heranwachsen (Taf. I. Fig. 10—12. Taf. II. Fig. 31. Taf. III. Fig. 5 u. 6), ändert sich noch einmal das Bild, welches das Kerngerüst darbietet. Die Ansammlung der chromatischen Substanz zu einem Klumpen schwindet mehr; anstatt dessen bilden sich zahlreichere gröbere und kleinere, anastomosirende und mit Anschwellungen versehene Fäden, die wie früher theils der Kernmembran anliegen, theils in der Kernblase ausgespannt sind. Doch war ihre Verbreitung nie eine gleichmässige, stets sind sie an einer Stelle des Kerns viel dichter zusammengedrängt, was an den früheren Zustand erinnert.

Schliesslich sind noch die Veränderungen des Nucleolus zu verfolgen, welchen wir am Anfang der Wachsthumszone dem dichten Kerngerüst als kleine Scheibe aufgelagert fanden (Taf. II. Fig. 5 u. 6). Mit der Ausbildung einer deutlichen Kernmembran gibt der Nucleolus seine wandständige Lage auf, tritt in das Innere der Kernblase hinein, nimmt an Masse zu und wandelt sich dann in einen bald kugeligen, bald ovalen, bald polygonalen, ho-

mogenen Körper (Taf. I. Fig. 8, 9, 10, 13 etc.) um, der Farbstoffen gegenüber in wesentlich anderer Weise als das Chromatin reagirt. Häufig findet sich neben einem grösseren noch ein zweiter und dritter, kleinerer Nucleolus.

An Präparaten, welche in der schwachen Chromosmium-Essigsäure Flemmings einige Stunden, dann 2 Tage in Müller'scher Flüssigkeit gelegen hatten, liessen sich die Nucleolen besonders intensiv durch Alaunfuchsin färben, während das chromatische Gerüst den Farbstoff rasch abgab (Taf. III. Fig. 1—4). Hierbei bemerkte ich ausser den 2 bis 3 grösseren Körpern noch feinste Kügelchen, die ohne Färbung sich jeder Wahrnehmung würden entzogen haben. Zuweilen befanden sie sich dicht neben den grösseren und erweckten den Eindruck, als ob sie sich von diesen abgelöst hätten, oder sie lagen mehr abseits von ihnen der chromatischen Substanz auf. Auf dem zuletzt beschriebenen Stadium waren sie auf dem Fadengerüst vertheilt (Taf. III. Fig. 5. u. 6). Sie scheinen mir aus derselben Substanz wie die grösseren Nucleolen zu bestehen, wenigstens ist ihr Verhalten den Farbstoffen gegenüber genau das gleiche. Auf das Vorkommen kleinster Nucleolen hat auch schon Flemming an anderen Objecten hingewiesen.

In der Wachsthumszone bestehen keine Unterschiede in dem Verhalten der Samenmutterzellen bei den 2 Arten der Ascaris megalocephala, wenn wir davon absehen, dass bei der einen die Kerne etwas grösser sind als bei der anderen. Ich habe daher jetzt nur noch mit wenigen Worten auf die Zwischenkügelchen einzugehen, die auch in diesem zweiten Abschnitt der Hodenröhre nicht fehlen. In Grösse und Aussehen haben sie gegen früher keine Veränderung erfahren. Ihr Chromatin stellt jetzt stets eine zusammenhängende, schalenartig geformte Masse dar (Taf. II. Fig. 35c). Ihre Anzahl ist auf dem Querschnitt durch den Anfang der Wachsthumszone eine grössere als durch den Endtheil derselben. Es erklärt sich dies in sehr einfacher Weise daraus, dass im Bereich der Wachsthumszone sich keine neuen Zwischenkügelchen mehr bilden, sondern alle noch aus der Keimzone mit herstammen, indem sie mit dem übrigen Inhalt nach dem Ausgang des Hodens allmählich vorrücken. Da nun in der Wachsthumszone die Samenmutterzellen sich um das vielfache vergrössern, werden sie weiter auseinander gedrängt und sind dementsprechend auf dem Querschnitt in verminderter Zahl anzutreffen.

c) Der Inhalt der Reifezone.

Die wichtigsten Veränderungen, welche zugleich auch von dem grössten allgemeinen Interesse sind, spielen sich im dritten Abschnitt ab. Eine scharfe Grenze desselben gegen die Wachsthumszone lässt sich nicht ziehen, da der Uebergang ein ganz allmählicher ist. Am naturgemässesten verlegt man wohl den Anfang in die Gegend der Hodenröhre, wo die Samenmutterzellen nach beendetem Wachsthum an ihren Kernen die ersten Vorbereitungen (Prophasen) für den Eintritt einer neuen Theilperiode erkennen lassen. Da von jetzt ab bei beiden Ascarisarten die Kernfiguren erhebliche Verschiedenheiten aufweisen, erscheint eine getrennte Besprechung zweckmässig. Ich will bei beiden zuerst die Vorstadien der Theilung, alsdann die erste Theilung, dann die zweite Theilung beschreiben.

1. Die Vorstadien der ersten Theilung.

a) Ascaris megalocephala univalens.

Schon am Ende der Wachsthumszone konnten wir sehen, dass die chromatische Substanz, die theilweise an einer Stelle zu einem Klumpen zusammen gedrängt war, sich zu einem Fadenwerk anzuordnen begann (Taf. I. Fig. 11, 12. Taf. III. Fig. 5, 6). Dieses tritt jetzt immer deutlicher in die Erscheinung. Dabei ziehen sich die Chromatintheilchen von der Membran des Kerns zurück, an deren Innenfläche sie früher zum grossen Theil ausgebreitet waren; sie rücken dichter aneinander, so dass sich die Fäden in Folge dessen intensiver färben. Die Verbindungen des Gerüstes schwinden (Taf. I. Fig. 12 u. 19). Bestimmte Fäden treten deutlicher hervor und hören im Kernraum frei mit kolbig verdickten Enden auf. Schliesslich entsteht ein charakteristisches Bild, welches sich wohl am besten mit einer Ophiure, deren Arme theils geschlängelt, theils zusammengekrümmt sind, vergleichen lässt. Die gesammte chromatische Substanz liegt frei im Kernraum und zwar meist excentrisch (Taf. I. Fig. 20—22. Fig. 14). Von einer centralen dichteren Ansammlung, die der Scheibe des Ophiurenkörpers entsprechen würde, wenn wir den oben gemachten Vergleich im

Einzelnen weiter ausführen wollen, gehen radiär nach verschiedenen Richtungen Chromatinfäden aus, den Armen vergleichbar. Sie sind bogenförmig gekrümmt und an ihren Enden kolbig verdickt. Ihr Durchmesser wechselt, auch ihre Oberfläche zeigt nicht die glatte Beschaffenheit, wie bei den in Theilung begriffenen Kernen von Salamandra maculata, bei welchen in Folge dessen die Kernfiguren so scharf und übersichtlich werden; sie ist im Gegentheil mit kleinen Höckern und Zacken besetzt. Von diesen entspringen feine farblose oder wenig gefärbte Lininfäden und spannen sich in grosser Anzahl zwischen den Chromatinfäden und der Kernmembran aus, gewissermaassen ein Tauwerk bildend, in welchem die Kernfigur schwebt und durch welches sie an der achromatischen Membran befestigt ist. Häufig verlaufen zwei Fäden parallel neben einander (Taf. I. Fig. 20. 21).

Bei Auswahl günstig gelegener Kernfiguren und bei sorgfältigem Studium mit den stärksten Vergrösserungen lässt sich feststellen, dass die Anzahl der radiär ausstrahlenden Arme keine willkürliche ist. Zur Bestimmung derselben sucht man am besten durch Heben und Senken des Tubus die in verschiedenen Ebenen gelegenen, meist kolbigen Enden der Fäden auf. Man kann dann ihre Anzahl auf acht festsetzen. Wenn man nur ihrer fünf bis sieben auffindet, so erklärt sich dies meist daraus, dass in Folge ungünstiger Lage der Figur einige durch die dunkler gefärbte mittlere Scheibe oder durch einen Arm verdeckt sind. Vielleicht sind auch zwei Fäden auf eine grössere Strecke untereinander verklebt.

Das mikroskopische Bild fällt selbstverständlicher Weise verschieden aus, je nachdem man die einer vielarmigen Ophiure verglichene Kernfigur von der Fläche oder von der Seite sieht. In letzterem Fall ist die Zahl der Arme am wenigsten leicht zu bestimmen, da die nach abwärts gekehrten mehr oder minder verdeckt werden. Fig. 20—22 geben eine Flächenansicht. Fig. 14 und 19 eine Ansicht von der Seite. Letztere belehrt uns noch, wie die Kernfigur eine excentrische Lage in der Kernblase einnimmt und wie dadurch die Krümmung der Fäden bedingt wird.

Bei der Beschreibung habe ich bisher von einer centralen Scheibe gesprochen, von welcher 8 lange Arme ausstrahlen. Es entspricht das der Vorstellung, welche wohl jeder Beobachter sich Anfangs bilden wird. Ein Studium der weiter folgenden

Veränderungen wird uns indessen zeigen, dass die sich darbietenden Bilder einer etwas anderen Auslegung bedürfen. Die Verschmelzung der acht Arme zu einer centralen Scheibe ist nur eine scheinbare, vielmehr hängen immer nur je zwei Arme in der Mitte der Figur unter einander direct zusammen und bilden so einen gekrümmten Chromatinfaden mit zwei kolbig verdickten Enden. Anstatt aus acht Armen besteht mithin die Figur aus vier Chromatinfäden, die sich in ihrer Mitte kreuzen und an der Kreuzungsstelle durch eine dichtere Ansammlung von Linin fester verbunden sind. Indem letztere sich etwas mitfärbt, wird der Anschein einer centralen homogenen Scheibe hervorgerufen.

Häufig verlaufen zwei Chromatinfäden parallel und dicht neben einander (Taf. I. Fig. 20—22). Ob dies noch darauf hinweist, dass zwei Fäden durch Längsspaltung eines Mutterfadens entstanden sind, habe ich nicht entscheiden können, wie ich denn auch in den Vorgang, wie sich die vier Fäden aus dem Kerngerüst hervorgebildet haben, keinen ganz klaren Einblick gewonnen habe. Dass eine Längs-Spaltung sehr frühzeitig erfolgen kann, lehren die Untersuchungen von Flemming an den Samenmutterzellen von Salamandra. Schon auf dem Stadium des Fadenknäuels tritt die Längsspaltung ein, ist aber auch hier schwierig festzustellen. „Ich hatte sie früher“, bemerkt Flemming, der auf diesem Gebiet die reichsten Erfahrungen besitzt, „in diesen Stadien übersehen, und in der That fordert sie eine aufmerksame Untersuchung, da wegen der kugeligen Form dieser Knäuel die vielen Deckungen und Verkürzungsbilder der Fäden recht hinderlich sind, sodann auch deshalb, weil die Spaltfäden bald und sehr unregelmässig von einander abrücken, so dass dann nachher der Parallelismus nicht mehr überall hervortritt. Nach Durchsicht eines sehr grossen Materials kann ich es aber als ganz sicher hinstellen, dass in diesem Stadium die Längsspaltung abläuft und auch die völlige Längstrennung der Schwesterfäden schon vollzogen wird — dies letztere im Gegensatz zu der gewöhnlichen Mitose, bei welcher bekanntlich diese völlige Längstrennung erst im Stadium der Metakinese abläuft und die Halbfäden dann sofort nach verschiedenen Seiten des Aequators separirt werden.“ Hiermit scheint mir indessen die Frage nach der Spaltung der Fäden im Knäuelstadium von Salamandra noch

nicht ganz abgeschlossen zu sein. Bemerkt doch Flemming dazu, dass die Längsspaltung der chromatischen Fäden, welche nach seinen Erfahrungen schon in der Knäuelform vorhanden ist, vielleicht von vornherein in den Fäden praeformirt ist.

Die eine Strecke weit erfolgte Verklebung der vier Kernfäden ist keine für sich allein stehende Erscheinung. Van Beneden gibt für die Theilungen der befruchteten Ascariseier an, dass die Tochterfäden, die aus der Spaltung des Mutterfadens hervorgegangen sind, an ihren beiden Enden häufig untereinander verbunden bleiben und auf diese Weise einen Ring darstellen, der sich erst auf dem Endstadium der Theilung vollständig in seine beiden Hälften zerlegt, wenn diese nach den beiden Polen auseinanderweichen. Aehnliches hat Flemming an Samenzellen von Salamandra, die im Vorstadium der Theilung standen, beobachtet. Die Verschmelzung der Enden zweier Fäden ist hier so gründlich, dass ihre Stelle, wie Flemming bemerkt, einstweilen gar nicht erkennbar bleibt. Unser Fall ist nur dadurch eigenthümlich, dass in Folge der gekreuzten Anordnung der vier Fäden ihre Verklebung in der Mitte ihrer Länge an der Kreuzungsstelle erfolgt ist, während die kolbig verdickten Enden gerade sich frei erhalten und auseinander gewichen sind.

Auf den nächstfolgenden Stadien erleidet die Kernfigur erhebliche Veränderungen dadurch, dass sich die vier Kernfäden in ganz auffallender Weise verkürzen (Taf. I. Fig. 30, 32, 15—18, 27, 28). Auch diese Erscheinung schliesst sich an Processe an, welche bei der Kerntheilung anderer Objecte bekannt geworden sind. Namentlich erinnere ich an die beträchtliche Verkürzung, welche an den Samenzellen von Salamandra die Fäden erfahren, wenn sie aus dem Knäuelstadium sich zur Aequatorialplatte anordnen. So bedeutend wie an dem vorliegenden Object wird freilich die Verkürzung sonst nirgends ausfallen. Dabei werden die Fäden homogener und dichter, färben sich jetzt in Folge dessen intensiver bei Anwendung von Farbstoffen, ihre Contour wird glatter, sie nehmen etwas an Dicke zu, wenn auch lange nicht in dem Verhältniss, wie es der stattfindenden Verkürzung der Fäden entsprechen müsste, was sich aus der gleichzeitig vor sich gehenden Verdichtung der Substanz erklärt.

Die vier Kernfäden oder, wie wir jetzt wohl mit einem allgemeineren Ausdruck besser sagen, die vier chromatischen Ele-

mente legen sich bei der Verkürzung noch dichter zusammen und verkleben unter einander, wohl vermittelst der sie einhüllenden Lininmasse, auf eine grössere Strecke als es Anfangs der Fall war. Nur ihre Enden, welche nach verschiedenen Richtungen auseinander weichen, erhalten sich stets frei.

Unter Berücksichtigung dieser Momente werden die Kernfiguren leicht verständlich, welche ich bei der Untersuchung von drei verschiedenen Thieren gewonnen habe.

In Figur 31 (Taf. I) sind alle acht Arme deutlich zu sehen. In den Figuren 32, 28, 29 ist ein Arm ganz verdeckt, ein anderer, welchen man gerade von einem Ende aus in der Verkürzung erblickt, erscheint als ein dunkelgefärbter Höcker. Lininfäden spannen sich überall zwischen den chromatischen Elementen und der Kernmembran aus.

Bei einem anderen Thiere, dessen Kerne noch eine etwas geringere Grösse als die eben beschriebenen besassen, zeigten sich die chromatischen Elemente auf eine grössere Strecke unter einander fest verbunden. Es ist möglich, dass die Verschiedenheit der Bilder durch etwas verschiedene Einwirkung der Reagentien, durch ungleichen Grad der Quellung etc. hervorgerufen wird, doch ebenso gut können auch individuelle Verschiedenheiten nebensächlicher Art hier vorliegen. In den Figuren 18 und 30 nehmen wir ein homogenes, mittleres, cylindrisches Stück wahr, welches eine Zusammensetzung aus vier getrennten Stäbchen nicht erkennen lässt, und an seinen beiden Enden je vier kurze Fortsätze. Diese sind in Figur 30 paarweise verbunden, was noch besser an den Figuren 17 und 27 hervortritt. Die letztere zeigt uns eine Ansicht des zusammengesetzten chromatischen Körpers von einem Ende aus. Bei hoher Einstellung des Mikroskops sieht man auf vier dem Beobachter zugekehrte Höcker, bei Senkung des Tubus auf vier weitere divergirende Fortsätze.

Auf etwas späteren Entwicklungsstadien macht der Process der Verkürzung der chromatischen Elemente noch weitere Fortschritte. Man erhält Befunde, wie die in Figur 16 (Taf. I) wiedergegebenen. Der ganze Vorgang führt schliesslich zu folgendem typischen Endresultat (Taf. I. Fig. 29, 34). Durch ausserordentlich starke Verkürzung der langen Chromatinfäden sind vier sehr kurze und dicke, homogene und stark färbbare Stäbchen mit kolbigen Enden entstanden. Sie sind sichelförmig gekrümmt und

nehmen jetzt eine solche Lage ein, dass sie sich mit ihren convexen Flächen fest aneinander legen und durch eine Zwischensubstanz verbunden sind, während sie mit den kolbigen Enden auseinander weichen. Sie sind parallel angeordnet und bilden somit zusammen ein Bündel, das etwa ebenso hoch wie dick ist und häufig excentrisch in der Kernblase liegt. Die Bilder, die man erhält, fallen natürlich sehr verschieden aus, je nachdem man das kurze Bündel von der Seite oder vom Ende oder schräg gelagert sieht. Figur 34 gibt uns eine Seitenansicht. Ein Stäbchen, das mittlere, liegt am weitesten nach vorne, daran schliessen sich etwas weiter zurückliegend die zwei seitlichen an, während das vierte auf der dem Beobachter abgekehrten Seite des Bündels liegt und durch die drei anderen vollständig verdeckt ist. Wegen der sichelförmigen Krümmung der einzelnen Stäbchen ist der aus ihnen zusammengesetzte Körper in seiner Mitte eingeschnürt. Ein klares Bild bietet auch die Ansicht des Bündels von einem Ende (Figur 23). Dem Beobachter treten vier dunkel gefärbte, die Ecken eines Vierecks einnehmende Körner entgegen, die kolbig verdickten Enden der Stäbchen; der Zwischenraum zwischen ihnen wird ausgefüllt durch eine etwas heller erscheinende Masse, hervorgerufen dadurch, dass sich die Stäbchen in der Mitte des Bündels zusammenlegen und durch Zwischensubstanz verkittet sind. Bei geringer Senkung des Tubus tauchen abermals vier Körner, die entgegengesetzten Stäbchenenden auf. In den Figuren 29 und 16 ist das Bündel schräg gesehen.

Einen erwähnenswerthen Befund bieten noch Präparate, die in der schon früher angegebenen Weise mit dem schwachen Gemisch von Chromosmium-Essigsäure behandelt und mit Alaunfuchsin gefärbt worden sind. Die chromatischen Elemente färben sich nur schwach, dagegen zeigt sich jetzt in der Mitte eines jeden ein dunkelrothes Korn, das sich ähnlich verhält wie der Nucleolus und die kleineren Kügelchen, von denen ich früher die Vermuthung ausgesprochen habe, sie möchten vom Nucleolus abgelöste Theile sein. Die Figuren 8—11 auf Taf. III, welche demselben Hodenschlauch wie die Figuren 1—7 entnommen worden sind, geben uns einen Ueberblick über diese Verhältnisse.

Bei Beschreibung der einzelnen Vorstadien zur ersten Theilung habe ich den Nucleolus des Kerns ganz unberücksichtigt gelassen, obwohl er mittlerweile auch Schritt für Schritt Verände-

rungen erfahren hat, die jetzt noch nachzutragen sind. Schon zur Zeit, wo die chromatische Substanz sich deutlicher in Fäden anzuordnen beginnt (Taf. I. Fig. 19 und 20), hat sich der Nucleolus an die Kernmembran, die nun ganz achromatisch geworden ist, dicht angelagert, einen halbkugeligen Vorsprung bildend. Während der nachfolgenden Stadien, der Bildung der achtstrahligen Kernfigur und der zunehmenden Verkürzung der vier chromatischen Elemente, wird der Nucleolus zusehends kleiner (Taf. I. Fig. 21, 14, 18, 17, 22) und schrumpft bald zu einem winzigen Kügelchen ein. Während dieser Verkleinerung tauchen an der Innenfläche der Kernmembran 2—3 Kügelchen auf, bald in der Nähe des verkleinerten Nucleolus, bald in einiger Entfernung von ihm (Taf. I. Fig. 21, 22, 15). Sie sind so klein, dass sie nur bei gelungener Färbung wahrzunehmen sind, was bei den gewöhnlichen Kernfärbemitteln nicht der Fall ist. Mit Alaunfuchsin lassen sie sich dunkelroth tingiren. Sie scheinen aus derselben Substanz wie der Nucleolus zu bestehen, haben sich wahrscheinlich von ihm abgelöst und so seine Verkleinerung veranlasst.

Zur gleichen Zeit werden für den Theilungsprocess hochwichtige Organe angelegt, die beiden Polköperchen, welchen sich die Forschung in den letzten Jahren eifriger wie früher zuzuwenden beginnt. Um auf diesem frühen Stadium ihr erstes Auftreten zu bemerken, gehören feine Schnitte und vorzügliche Färbung dazu. Während früher die Dotterkörnchen den Kern ringsum dicht umschlossen haben, weichen sie jetzt von der Oberfläche der Kernmembran an einer kleinen Stelle (Taf. I. Fig. 31, 15, 28, 29) etwas zurück, so dass auf dem Durchschnitt ein sichelförmiger, mit hyalinem Protoplasma erfüllter Raum entsteht. In demselben bemerkt man an vielen Samenmutterzellen nach aussen von der Kernmembran, ihr dicht angeschmiegt, zwei ausserordentlich kleine Kügelchen. Dieselben heben sich gegen ihre Umgebung, wenn an dem Präparat die Färbung geglückt ist, durch ihre dunkelrothe Färbung ab (Fig. 15, 28). Ein jedes wird von einer besonderen kleinen Zone umgeben, die ein strahliges Gefüge zeigt und von van Beneden als sphère attractive, von Boveri als Archoplasma bezeichnet und als ein besonderes, permanentes Zellorgan angesehen wird.

Die beiden Kügelchen mit ihrer Umgebung sind nichts anderes als die Polkörperchen mit den durch sie veranlassten Pol-

strahlungen. Bei ihrem ersten Auftreten (Fig. 15. 28) liegen sie dicht beieinander, so dass ihre Strahlungen sich berühren, an etwas weiter entwickelten Samenmutterzellen sind sie mehr auseinander gerückt (Fig. 16). Schliesslich haben sie sich soweit von einander entfernt, dass sie an zwei entgegengesetzten Polen des bläschenförmigen Kerns zu finden sind (Fig. 23. 32). Sie schmiegen sich auch jetzt nicht mehr der Oberfläche der Kernmembran an, sondern liegen von ihrer Polstrahlung umgeben frei im Protoplasma. Die oben erwähnte von Dotterkörnern freie Zone hat sich mit dem Auseinanderrücken der Polkörperchen in zwei Zonen gespalten, von denen jede an Ausdehnung zugenommen hat. Bei Betrachtung der isolirten Samenmutterzellen sieht man daher jetzt in dem trüben, körnigen Dotter an 2 entgegengesetzten Seiten der Kernblase zwei helle körnchenfreie Stellen, in welchen die Polstrahlungen und in diesen wieder die Polkörperchen eingeschlossen sind. Letztere haben während ihrer Wanderung an Grösse und Deutlichkeit gewonnen; sie haben ihre definitive Lage stets eingenommen zur Zeit, wo im Innern des Kerns die Verkürzung der Kernfäden beendet und so das Bündel der 4 sichelförmig gekrümmten, chromatischen Elemente entstanden ist. Auf diesem Stadium (Fig. 23, 34) sind im Kernraum die letzten Spuren des sich successive verkleinernden Nucleolus, ebenso auch die kleinen Kügelchen geschwunden, die sich, wie ich vermuthet habe, vielleicht durch Ablösung vom Nucleolus gebildet haben. Oft sah ich sie an der Innenfläche der Kernmembran an der Stelle gelagert, wo die Polkörperchen zuerst auftauchen, zuweilen aber auch weiter von ihr entfernt.

Mit dem vollständigen Schwund des Nucleolus und mit der Lagerung der Polkörperchen an zwei entgegengesetzten Seiten der Kernoberfläche betrachte ich die Vorstadien der Theilung für abgeschlossen.

b) Ascaris megalocephala bivalens.

Die Kenntniss des eben besprochenen Objects trägt sehr viel dazu bei, um das Verständniss derselben Vorgänge bei der anderen Ascarisart zu erleichtern. Dieselben werden hier nämlich dadurch etwas complicirter, dass im Kern die doppelte Anzahl von chromatischen Elementen, also anstatt vier ihrer acht angelegt werden.

Der Eintritt einer neuen Theilperiode kündigt sich an, wenn sich die chromatische Substanz von der Kernmembran zurückzieht und in Fäden anzuordnen beginnt. Zuweilen verlaufen zwei Fäden parallel und dicht beieinander (Taf. II. Fig. 28—30). Da dieselben bei ihrer ersten Anlage eine höckerige Oberfläche und bald dünnere Stellen, bald wieder starke, knötchenartige Verdickungen besitzen, da sie ferner Knickungen und Biegungen eingehen und an einer Stelle dicht zusammengedrängt sind, habe ich mir hier ebensowenig wie bei der anderen Art eine klare Vorstellung über ihre Entstehung aus dem Kerngerüst und darüber, ob eine Längsspaltung stattfindet, bilden können. In Anbetracht des Umstandes, dass immer vier Fäden zu einer Gruppe miteinander verbunden sind und so als ein zusammengesetztes Element erscheinen, wäre wohl auch die Frage zu prüfen, ob die Längsspaltung, sofern eine solche erfolgt, eine einfache oder eine doppelte ist. Auf dem optischen Durchschnitt durch einen Faden, der senkrecht von oben nach unten verläuft, sah ich nicht selten vier chromatische Körner nebeneinander, die man für die Querschnitte von vier feineren Fäden halten könnte.

An etwas weiter entwickelten Samenmutterzellen nehmen die Fäden eine mehr gleichmässige Dicke und eine homogene Beschaffenheit an. Sie sind in der Mitte der Kernblase zu einem Knäuel durcheinander geschlungen, lassen dabei aber häufig schon eine Sonderung in zwei Gruppen, wie in der Figur 7 (Taf. II) erkennen. Der Nucleolus hat sich verkleinert und der Membran des Kerns angeschmiegt. An günstigen Präparaten war schon auf diesem Stadium das Auftreten der Polkörperchen zu beobachten (Fig. 7 u. 10), indem an einer Stelle die Dotterkörner von der Kernwand etwas zurückgewichen waren und in der so entstandenen lichten Stelle dicht beieinander zwei kleine gefärbte Körperchen dem Kern von Aussen aufsassen.

Immer deutlicher treten von jetzt ab die unterscheidenden Merkmale zwischen den beiden Ascarisarten hervor. Das Material der im Knäuel enthaltenen Kernfäden sondert sich in zwei ganz gleichartige, aber voneinander unabhängige, getrennte Gruppen, eine Sonderung, die in ihrem ersten Anfange schon in der Figur 7 zu erkennen ist. Die beiden Gruppen sind nach entgegengesetzten Hälften der Kernblase auseinandergerückt (Fig. 9 u. 8), wo sie nahe an der Membran liegen und mit ihr durch zahlreiche, quer

ausgespannte Lininfäden verbunden sind. Eine jede Gruppe besteht, was nur an günstig gelagerten Kernen durch Zählung festzustellen ist, aus vier Kernfäden. Diese sind wie ein Bogen gekrümmt und so gelagert, dass ihre convexe Seite der Innenfläche der Kernmembran zugekehrt und nur durch einen geringen Abstand von ihr entfernt ist. In jeder Gruppe kreuzen sich die Fäden in der Mitte ihres Verlaufes und rufen auf diese Weise eine Sternfigur hervor, welche wir bei der zuerst beschriebenen Ascarisart einer vielarmigen Ophiure verglichen haben. Während aber dort nur eine sternartige Figur im Kernraum wahrzunehmen war, sind hier ihrer zwei in entgegengesetzten Kernhälften vorhanden und durch Lininfäden zusammen verbunden. Dadurch wird natürlicher Weise das Verständniss der Bilder etwas erschwert, da bei vielen Lagen die Arme der einen Figur sich mit den Armen der anderen kreuzen. Dagegen war es hier leichter einen einzelnen Faden von einem kolbig verdickten Ende bis zum anderen zu verfolgen. Die Verklebung an der Kreuzungsstelle ist eine geringere, was wohl daher rührt, dass die Masse des Linins auf 2 Sternfiguren vertheilt ist. In manchen Kernen sind die chromatischen Fäden in jeder Gruppe mehr zu einem Bündel (Taf. II. Fig. 10) angeordnet, das in der Mitte eingeschnürt ist, während an seinen Enden die Kernfäden divergiren, eine Anordnungsweise, welche auf den folgenden Entwicklungsstadien die allgemeine wird.

Die weitere Entwicklung lehrt uns nun dieselbe Folge von Stadien kennen, welche ich bei der anderen Ascarisart habe feststellen können. Die chromatischen Fäden verkürzen sich in sehr beträchtlicher Weise auf die Hälfte und schliesslich auf den dritten und vierten Theil ihrer ursprünglichen Länge, werden dicker, homogener, mehr glatt conturirt und speichern den Farbstoff stärker in sich auf (Taf. II. Fig. 17, 18, 11—14). Die beiden Fadengruppen nehmen so einen immer kleineren Theil des Kernraumes für sich in Anspruch, wodurch das sich darbietende Bild an Klarheit entsprechend gewinnt. Den Beginn der Verkürzung zeigen nun die Figuren 17 und 11 und einen noch weiteren Fortschritt in diesem Process die Figuren 18, 14 und 15. Bei der Verkürzung ordnen sich die vier chromatischen Elemente immer mehr parallel zu einander zu einem Bündel an. Auch hier kann man dieselben wie bei der anderen Ascarisart, häufig in ihrer

Mitte nicht mehr gegen einander abgrenzen, namentlich bei sehr intensiver Färbung. So erklären sich die Bilder, wie sie in Figur 16 und 20 wiedergegeben sind: von einem scheinbar einfachen dicken Mittelstück gehen an den beiden Enden je vier kurze nach entgegengesetzten Richtungen gekrümmte Fortsätze aus. Die Stellung der beiden Bündel zu einander wechselt. Selten sind sie einander parallel gelagert (Fig. 13); am häufigsten kreuzen sie sich in ihrer Richtung, entweder in der Weise, dass der Beobachter das eine Bündel von der Seite (Figur 18), das andere von einem Ende aus erblickt, oder so, dass die Stäbchen des einen rechtwinklig oder schräg zu den Stäbchen des anderen Bündels stehen (Fig. 11, 12, 14).

Während der Verkürzung der Fäden fängt der Nucleolus an sich langsam aufzulösen und treten die Polkörper in die Erscheinung, wobei man ähnliche Befunde erhält, wie sie oben für die andere Ascarisart mitgetheilt worden sind. Der ovale Nucleolus, der sich dicht an die Innenfläche der Kernmembran angeschmiegt hat (Fig. 7, 8, 9), wird auf jedem folgenden Entwicklungsstadium zusehends kleiner. Feinste Kügelchen, wohl durch Ablösung von ihm entstanden, erscheinen neben ihm oder in geringer Entfernung von ihm (Fig. 10, 11, 12, 13, 17, 19). Wozu der Nucleolus und die Kügelchen, die schliesslich ganz geschwunden sind, verwandt werden, war mit Hülfe der angewandten Methoden nicht festzustellen.

Gleichzeitig mit der beginnenden Auflösung des Nucleolus sind die ersten Spuren der Polkörperchen wahrzunehmen. Von der Oberfläche der Kernmembran sind an einer Stelle die Dotterkörnchen etwas zurückgewichen (Fig. 7, 10, 17). In dem hellen Zwischenraum sitzen dem Kern zwei ausserordentlich kleine gefärbte Körperchen auf, umgeben von einem ganz schmalen Hof strahlig angeordneter Substanz. Am schönsten habe ich sie an Präparaten zur Anschauung gebracht, die mit dem starken Gemisch von Chromessigosmiumsäure behandelt und mit Alaunfuchsin gefärbt waren. Sie waren hier durch ihre dunkelrothe Färbung leicht zu erkennen; auch zeichneten sie sich durch etwas bedeutendere Grösse als an den Pikrinessigpräparaten aus, was ich darauf zurückführe, dass sie in Folge der starken Essigsäure etwas gequollen und in diesem Zustand durch die Chromosmiumsäure fixirt sind. Figur 11 zeigt uns ein solches Bild, welches auf Durchschnitten

durch eine bestimmte Gegend der Hodenröhre fast jede Samenmutterzelle darbietet. Die beiden Polkörperchen haben ovale Form, liegen der Kernmembran dicht auf, von einer kleinen Strahlung und einem grössern Hof, in welchem die Dotterkörner fehlen, umgeben, sie sind schon ziemlich weit auseinander gerückt. Noch grösser ist ihre gegenseitige Entfernung in der Figur 13 geworden, in welcher sie zugleich auch von der Kernmembran ein wenig weggerückt sind.

Am Ende der Vorbereitungsperiode zur Theilung haben endlich die Samenmutterzellen die characteristische Beschaffenheit angenommen, welche durch die Figur 12 (Taf. II) veranschaulicht wird. Sie haben schon in einem Durchmesser an Länge etwas zugenommen und im Ganzen eine ovale Form gewonnen. Der Kern ist noch blasenförmig, aber häufig etwas geschrumpft, so dass seine Membran Faltungen aufweist. An zwei entgegengesetzten Seiten derselben in der Richtung der Eiaxe sind grosse helle Stellen im Dotter entstanden, die von Dotterkörnern ganz frei sind. In der Mitte einer jeden treten die Polkörperchen mit überraschender Deutlichkeit hervor; sie sind an Pikrinessigpräparaten (Fig. 20), was wohl ihrem natürlichen Zustand näher kommt, nicht wenig kleiner als an Chromessig-Osmiumpräparaten, doch ebenso deutlich. Jedes ist von einem Hof einer homogenen Substanz umgeben, die auf eine kurze Entfernung feine Fädchen als Strahlen aussendet. Von der Kernmembran sind die Polkörperchen erheblich weiter abgerückt als in der einen Uebergang vermittelnden Figur 13 u. 18. In der Kernblase werden die beiden Gruppen der chromatischen Elemente in der Schwebe erhalten durch zahlreiche Lininfäden, die sich theils zur Wand begeben, theils sich einander parallel zwischen den beiden Gruppen ausspannen (Fig. 13, 14, 18, 20). Die Verkürzung der chromatischen Elemente hat ihren Höhepunkt erreicht. Ein jedes zeigt etwa die Form einer Mondsichel (Fig. 14, 15c, 19, 22), ist ganz homogen und glatt conturirt. In dem einzelnen Bündel, dessen Dicke jetzt seiner Länge etwa gleichkommt, liegen die vier chromatischen Elemente mit ihren convexen Seiten dicht aneinander und werden durch einen dünnen Ueberzug von Linin, von welchem die oben erwähnten Verbindungsfäden ausgehen, zusammen gehalten.

Das Bild, welches die zwei Gruppen der chromatischen Ele-

mente dem Beobachter darbieten, fällt etwas verschieden aus und hängt ab erstens von der Lage der Stäbchen und zweitens von dem Grade der Färbung, vielleicht auch von Unterschieden in der Conservirung. Wenn bei der von mir angewandten Methode der Farbstoff nicht genügend ausgezogen ist, so bleibt die Lininmasse, welche die Stäbchen einhüllt und verbindet, mitgefärbt und diese erscheinen in Folge dessen als eine einheitliche, mit runden Höckern bedeckte Masse (Fig. 20). Bei Betrachtung des Bündels von oben sieht man nur vier Höcker, welche die Ecken eines Vierecks bilden, bei seitlicher oder schräger Ansicht ihrer mehrere. Gute Differenzirung der Färbung lässt deutlich die vier sichelförmig gekrümmten chromatischen Elemente in jedem Bündel unterscheiden. Sieht man auf das Ende des Bündels, so erhält man das in Figur 15a dargestellte Bild. Bei seitlicher Ansicht kann ein Stäbchen die höchste Lage einnehmen (Fig. 15c). Zwei liegen etwas tiefer seitlich, das vierte wird verdeckt, oder zwei Stäbchen liegen in gleicher Ebene nach oben und verdecken mehr oder minder die unter ihnen gelegenen zwei anderen Elemente (Fig. 14). Endlich kann das Bündel auch schräg zur Sehrichtung des Beobachters gestellt sein, wodurch wieder verschiedene Bilder zu Stande kommen (Fig. 14, 16, 19, 22. 15b). Bei einem Theil der Präparate zeigen die Stäbchen mehr zugespitzte Enden, bei einem anderen Theile sind die Enden mehr kolbig verdickt.

Geschichtliches. Da die im letzten Capitel beschriebenen Bildungen nur bei Anwendung guter Methoden und starker Linsensysteme zu erkennen sind, so liegt es auf der Hand, dass sie den älteren Beobachtern, Reichert und Munk, verborgen bleiben mussten. Aber auch Nussbaum und Schneider berichten uns über dieselben nichts in ihren der Gegenwart angehörenden Arbeiten. Van Beneden und Julin sind die einzigen, welche den Vorstadien, die zur Theilung der Samenmutterzellen führen, Beachtung geschenkt haben. Sie haben jedenfalls einen Theil der von mir beschriebenen Entwicklungsstadien der Samenmutterzellen vor Augen gehabt. Da aber ihrer Arbeit keine Abbildungen beigegeben sind, kann ich mir aus ihrem Text allein kein klares Bild darüber machen, in wie weit ihre Beschreibung sich mit der oben gegebenen vereinbaren lässt. Jedenfalls haben die belgischen Forscher den Punkt, der mir für das Verständniss

der Vorstadien der Theilung den Schlüssel zu bieten scheint, nicht erkannt, den Umstand nämlich, dass im Kern eine bestimmte Anzahl von Kernfäden angelegt wird und dass aus diesen durch Verkürzung 4 resp. 8 Stäbchen hervorgehen, die zu einer resp. zu zwei Gruppen mit einander verbunden sind. Auch ist mir zweifelhaft, welche Art von Ascaris für ihre Beschreibung hauptsächlich die Grundlage abgegeben hat. Ich lasse daher ihre hauptsächlichsten Angaben im Wortlaut folgen.

„Nous avons vu que dans la spermatogonie mûre la chromatine se trouve condensée en un corps allongé, étranglé à son milieu et adhérent à la membrane nucléaire. Ce corps prend bientôt la forme d'un bâtonnet incurvé, élargi à ses extrémités. La portion médiane rétrécie du bâtonnet se sépare légèrement de la membrane, tandis que ses extrémités, appliquées contre la membrane, s'étalent en une plaque quadrilatère. Le bâtonnet a plus ou moins la forme d'un sablier. Dans chaque moitié de l'élément l'on observe une vacuole qui grandit peu à peu. Bientôt le bâtonnet s'étrangle en son milieu et se divise en deux segments qui, vus à la coupe, ont l'un et l'autre la forme d'un étrier. En realité chacun d'eux est une pyramide quadrilatère tronquée, la base de la pyramide est adossée à la membrane nucléaire encore parfaitement distincte. La vacuole très étendue qui règne à son intérieur a refoulé à la périphérie la chromatine; celle-ci est surtout abondante aux angles de la base et de la troncature de la pyramide, où elle forme autant de globules distincts. Ceux-ci sont reliés entre eux par des filaments vivement colorés qui règnent suivant ses côtés. Deux faces latérales opposées de la pyramide son beaucoup plus étendues que les deux autres, d'où il résulte que l'élément pris dans son ensemble paraît constitué de deux petites plaques semblables entre elles. Chacune des particularités de l'une se retrouve dans l'autre. Ces deux plaques adjacentes, d'abord reliées entre elles, sont destinées à s'écarter plus tard l'une de l'autre."

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, haben v. Beneden und Julin die beiden Gruppen von je vier chromatischen Elementen vor Augen gehabt, sie beschreiben sie als pyramides quadrilatères tronquées und lassen sie entstanden sein durch Quertheilung eines Stabes, der sich aus einer einem Nucleolus vergleichbaren Chromatinmasse durch zunehmende Verlängerung gebildet hat Nach ihrer Meinung entsprechen die beiden Pyra-

miden den primitiven Chromatinschleifen oder Segmenten eines sich zur Theilung anschickenden Kerns. Da sie nun an den Furchungsstadien der Eizelle von Ascaris vier Chromatinschleifen beobachtet haben, schliessen sie, dass an den Samenmutterzellen ihre Zahl auf zwei reducirt worden ist, und erklären dies daraus, dass im Laufe der Samenbildung ein Theil der Chromatinmasse des Kerns ausgestossen und zur Bildung der Zwischenkügelchen verwandt worden ist.

Die Zusammensetzung des von ihnen als Pyramide bezeichneten Körpers aus vier Stäbchen ist nicht erkannt worden, dagegen beschreiben sie die 2×4 Stäbchenenden als globules distincts aux angles de la base et de la troncature de la pyramide und lassen sie um eine centrale Vacuole gruppirt sein.

Auf dem Endstadium der Vorbereitungszeit haben v. Beneden und Julin das Auftreten der Polkörperchen beobachtet. „Bient avant que la membrane nucléaire ait perdu de sa netteté, l'on voit apparaître en deux points opposés du noyau, suivant une direction perpendiculaire à l'axe du bâtonnet chromatique, au contact immédiat du noyau, mais en dehors de la membrane nucléaire deux espaces hémisphériques clairs, au centre de chacun des-quels apparaît une petite masse nettement colorée en rose.“

2. Der Verlauf der ersten Theilung.

a. Ascaris megalocephala univalens.

Die Samenmutterzelle hatten wir am Ende der Vorbereitungsperiode auf dem Stadium verlassen, als die beiden Polkörperchen sich nach entgegengesetzten Seiten des Kerns begeben hatten und im Innern desselben ein Bündel von vier kurzen, chromatischen Elementen zu finden war (Taf. I. Fig. 23). An diesen vollziehen sich die nächsten Veränderungen. Das Bündel nimmt zwischen den zwei Polkörperchen eine bestimmte Ruhelage ein; es orientirt sich mitten im Kernraum so, dass zwei chromatische Elemente dem einen Pole, die zwei übrigen dem anderen Pol zugekehrt sind (Taf. I. Fig. 24). Seine frühere Längsaxe schneidet also jetzt die Kernaxe und den längsten Durchmesser der Samenmutterzelle unter rechtem Winkel, den Polen sind seine Seitenflächen zugekehrt. Auch haben mittlerweile die chromatischen

Elemente wieder eine wesentliche Veränderung in ihrer Form erfahren. Die beiden Enden jedes sichelförmigen Stäbchens haben sich stark zusammengekrümmt und einander genähert. Dadurch ist aus dem Mittelstück desselben ein compacter Körper entstanden, der nach der ursprünglichen Längsaxe des Bündels zu abgerundet ist, nach den Polkörperchen zu dagegen zwei Spitzen trägt, die aus den Enden der Stäbchen hervorgegangen sind. Der compacte Körper der chromatischen Elemente dehnt sich darauf noch etwas in die Länge aus. Die Hauptaxe, die wir nach diesen Formwandlungen durch die Gruppe der vier Elemente hindurchlegen können und welche mit der Polaxe des Kerns zusammenfällt, entspricht einer früheren Quer- oder Nebenaxe des ursprünglichen, aus vier Stäbchen gebildeten Bündels. Zur Veranschaulichung dieser wichtigen Veränderungen dienen die Figuren 24 und 33. Sie zeigen uns die chromatische Figur in seitlicher Ansicht und zwar so gelagert, dass alle vier Elemente, wenn auch theilweise von einander bedeckt, sichtbar sind.

Auf diesem Stadium sind am Kern und an der Kernmembran auch die ersten Anzeichen der beginnenden Auflösung wahrzunehmen. Die Kernblase ist, indem Kernsaft ausgetreten sein wird, im Ganzen etwas geschrumpft; die Membran hat in Folge dessen die pralle Spannung verloren und sich eingefaltet (Taf. I. Fig. 24 und 33). Darauf beginnt sie zuerst an den nach den Polkörperchen gewandten Flächen undeutlich zu werden und sich weiterhin aufzulösen (Taf. III. Fig. 10). Schliesslich ist sie ringsum geschwunden, die chromatische Kernfigur kommt frei in das Protoplasma zu liegen (Taf. I. Fig. 25, 35). Einzelne Dotterkörnchen rücken näher an sie heran, so dass die Sammenmutterzelle in ihrer Mitte trübe erscheint, während in der Umgebung der Polkörperchen die von Dotterkörnern freie Zone noch an Umfang bedeutend zugenommen hat und an der lebenden Zelle als heller Fleck auffällt. Jetzt macht sich auch der Einfluss der Kernpole auf die umgebende Dottermasse in höherem Grade geltend. Wie schon die älteren Beobachter Reichert und Munk zuerst beschrieben haben, gewinnen die Dotterkörner eine radiäre Anordnung um die beiden Polkörperchen. Diese sind also jetzt von drei unter ihrem Einfluss stehenden Höfen umgeben, 1) von einer feinkörnigen Substanz, die an ihrer Oberfläche in feinste radiär verlaufende Fäden übergeht (Attractionssphäre van Beneden's,

Archoplasma Boveri's), 2) von einer hellen Zone körnchenfreier homogener Zellsubstanz, 3) von der Zone der Dotterkörner. Letztere, welche eine ovale Form haben, sind mit ihrer Längsaxe in radiärer Richtung zum Polkörperchen eingestellt und dabei in Längsreihen hinter einander aufgereiht. Alle Zellen auf einem Querschnitt durch eine Hodenröhre sieht man mit überraschender Regelmässigkeit in genau dem gleichen Stadium der Theilung stehen.

Je schärfer sich die strahlige Anordnung der Dotterkörnchen ausprägt, um so mehr streckt sich die Samenmutterzelle in die Länge und nimmt eine ovale Form an; um so mehr weichen auch die Polkörperchen in der Richtung der Kernaxe auseinander. Ihnen folgen wieder die vier chromatischen Elemente nach, die bisher zu einer einheitlichen Gruppe verbunden waren, sich aber nun in zwei Gruppen zu trennen beginnen. Zwei Stäbchen wandern nach dem einen, zwei nach dem andern Polkörperchen hin (Taf. I. Fig. 26). Hierbei spannen sich zwischen den entsprechenden Elementen der beiden Gruppen zarte Verbindungsfäden aus, die durch Alaunfuchsin etwas mitgefärbt werden; sie gehen aus der Lininmasse hervor, von welcher wir von Anfang an die vier Stäbchen eingehüllt und zu einem Bündel verbunden fanden.

Die Theilungserscheinungen folgen sich jetzt in rascherem Tempo aufeinander. An der Oberfläche der Samenmutterzelle erscheint der Theilungsebene entsprechend eine Ringfurche. Die Polkörperchen und die ihnen folgenden Gruppen der zwei chromatischen Elemente sind noch weiter auseinander gerückt; die Verbindungsfäden sind in Folge dessen mehr in die Länge gezogen und feiner geworden. Auf diesem Stadium habe ich an Zupfpräparaten das in Figur 36 wiedergegebene, lehrreiche Bild erhalten. Die eine in Abschnürung begriffene Zellenhälfte war zerstört, dabei waren die zwei chromatischen Elemente aus ihr herausgezogen und isolirt worden und hingen jetzt nur noch durch Verbindungsfäden mit den Elementen in der andern Zellenhälfte zusammen.

Bei der Theilung reissen die Verbindungsfäden ein und schwinden; die Tochterzellen aber trennen sich niemals vollständig von einander, sondern bleiben noch längere Zeit durch einen breiten Stiel in Zusammenhang und sitzen durch Vermittlung desselben an den Zweigen der Rhachis fest, auf deren Beschaffen-

heit in diesem Abschnitt der Hodenröhre ich später noch einmal zurückkommen werde.

b. Ascaris megalocephala bivalens.

In wesentlich derselben Weise, nur mit dem Unterschied, dass die Anzahl der chromatischen Elemente die doppelte ist, vollzieht sich die Theilung der Samenmutterzellen bei Ascaris megalocephala bivalens. Durch Auflösung der Kernmembran werden die von ihr eingeschlossenen beiden Gruppen von je vier kurzen Stäbchen direct in den Dotter eingebettet genau in die Mitte zwischen beide Polkörperchen, die mittlerweile weiter auseinander gerückt sind (Taf. II, Fig. 21, 23, 24). Sie ordnen sich hier so an, dass sie entsprechend der Queraxe der Zelle parallel und dicht nebeneinander liegen und dass die ursprüngliche Längsaxe jedes Bündels mit der späteren Theilungsebene zusammenfällt. Auf diese Weise sind zwei Stäbchen je eines Bündels nach dem einen Polkörperchen, die zwei anderen nach dem entgegengesetzten Polkörperchen gerichtet. Uebergangsstadien zu dieser Anordnung zeigen uns die Figuren 21 (Taf. II) und 22 (Taf. III). Die erste stammt von einem Querschnitt durch eine in Picrinessigsäure erhärtete Hodenröhre; die andere ist nach einem Präparat gezeichnet, in welchem die in dünner Platinchloridlösung gehärteten Samenmutterzellen durch Zerzupfen isolirt worden waren. An diesem Präparat liessen sich die Polkörperchen nicht färben, dagegen nahmen die Attractionssphären, von welchen die Polkörperchen umhüllt werden, sowohl in Essigcarmin als auch in Alaunfuchsin ein matt rothes Colorit an, durch welches sie sich gegen ihre ungefärbte körnchenfreie Umgebung deutlich genug abhoben.

Die chromatischen Elemente ändern, wie schon für die andere Ascarisart beschrieben worden ist, nochmals ihre Form (Taf. II. Fig. 24); sie krümmen sich noch stärker zusammen, so dass ihre in feine Spitzen ausgezogenen Enden sich fast berühren und nach dem Polkörperchen zu gerichtet sind, während das Mittelstück mit seiner Convexität nach der späteren Theilungsebene schaut und mit dem entsprechenden Element der anderen Zellhälfte durch Lininmasse verbunden ist.

Der Längsdurchmesser der Zelle vergrössert sich darauf

immer mehr; zwischen den beiden Polkörperchen, in deren Umgebung die Dotterkörnchen eine schärfer ausgesprochene, radiäre Anordnung gewinnen, wird die Distanz eine grössere; die chromatischen Elemente (Taf. II. Fig. 25; Taf. III. Fig. 23—25) beginnen ebenfalls in entgegengesetzter Richtung nach den beiden Polen auseinander zu weichen und sind jetzt zu je vier in zwei Parallelreihen angeordnet. In jeder Reihe stammen zwei Elemente von dem einen, zwei von dem anderen Bündel ab (Taf. II. Fig. 14 und 18). Die gemeinsame Abkunft ist noch daran zu erkennen, dass sie paarweise zusammenliegen, wie dies an den Figuren 23 und 24 Taf. II, namentlich aber an Taf. III, Fig. 24 deutlich zu erkennen ist. An letzterem Präparat sieht man in sehr schräger Richtung auf die parallel neben einander und paarweise angeordneten Stäbchen. In jedem Paar deckt daher ein Stäbchen das andere zur Hälfte zu.

Beim Auseinanderweichen der chromatischen Elemente spannen sich zwischen den einander entsprechenden Gegenstücken feine Verbindungsfäden aus, deren Zahl sich hier auf vier, also auf das Doppelte wie bei der anderen Ascarisart beläuft. Kurz vor der Einschnürung haben sie eine erhebliche Länge erreicht und sind wegen ihrer Feinheit nur bei guter Färbung durch die Dotterkörner hindurch zu verfolgen (Taf. III. Fig. 25; Taf. II. Fig. 27). Die Fäden reissen dann ein und schwinden. An einem (Taf. II. Fig. 26) abgebildeten Präparat konnte ich nur noch einen einzigen Verbindungsfaden in ganzer Länge verfolgen, während von den drei andern nur noch die kurzen Ansatzstücke zu sehen waren.

Auf den Endstadien der Theilung rücken die nach einem Pol gewanderten vier Elemente noch dichter zusammen, so dass sie sich mit ihren abgeplatteten Seitenflächen meist unmittelbar berühren. Ueber ihre Form gewinnt man eine noch vollständigere Vorstellung, wenn man mit der Seitenansicht, wie sie den vorausgegangenen Beschreibungen zu Grunde liegt, noch das Bild combinirt, welches man erhält, wenn man vom Pol aus auf die Stäbchengruppe blickt. Zwei solcher Ansichten sind (Taf. II. Fig. 33 und Taf. III. Fig. 26) wiedergegeben worden.

Nach Ablauf der Theilung hängen die beiden Tochterzellen noch durch eine breite Substanzbrücke zusammen.

G e s c h i c h t l i c h e s. V a n B e n e d e n und J u l i n sind allein

unter allen Forschern, welche sich mit der Untersuchung der Nematoden beschäftigt haben, in ihrer oft erwähnten Arbeit tiefer in die Processe bei der Theilung der Samenmutterzellen eingedrungen. Sie berichten, dass die Samenmutterzelle in der Vorbereitung zur Theilung äusserlich drei Abschnitte erkennen lässt, welche durch zwei kreisförmige Einschnürungen etwas gegeneinander abgesetzt sind, einen äquatorialen dickeren, welcher den Kern einschliesst, und je einen polständigen hemisphärischen Abschnitt, in welchem sich die Polkörperchen vorfinden. Bei der von mir hauptsächlich durgeführten Untersuchung von Schnitten ist dieses für die vorliegende Aufgabe minder bedeutungsvolle Oberflächenrelief nicht wahrzunehmen.

Nach der Auflösung des Kerns lassen van Beneden und Julin die zwei chromatischen Segmente (das sind die von mir beschriebenen zwei Gruppen von vier Stäbchen) in die Mitte zwischen die Polkörperchen gelagert und mit ihnen durch Fäden verbunden sein, die ich nicht beobachtet habe; sie lassen sie in der Zelle eine vollständig excentrische Lage einnehmen und erklären dieselbe daraus, dass von Anfang an der primitive Kernfaden (bâtonnet du noyau) sich nicht in der Mitte des Kerns befindet. Es liegt hier wohl eine Verwechselung mit dem nächstfolgenden zweiten Theilungsstadium vor, auf welchem sich aus später zu erörternden Gründen eine excentrische Lage der chromatischen Elemente ausgebildet hat. Bei der ersten Theilung der Samenmutterzellen habe ich etwas derartiges nicht gesehen.

Nach van Beneden und Julin ist jede der beiden Kernsegmente in zwei Platten gesondert. Von diesen heisst es nun weiter: „Les deux plaques adjacentes de chacun des segments chromatiques s'écartent l'une de l'autre et se dirigent ensuite vers les centres de la figure dicentrique. Les sphères attractives se rapprochent de la surface de la spermatogonie, les corpuscules polaires deviennent de moins en moins apparents et bientôt les deux plaques chromatiques sont venues occuper le milieu de chacun des asters ou un point voisin de ce centre. Aux dépens de chaque plaque quadrilatère, formée de quatre globules chromatiques reliés entre eux par des filaments également chromatiques, se forme une petite masse vivement colorée qui paraît homogène. Ces deux petites masses, maintenant accolées l'une à l'autre, occupent le milieu d'un espace clair, le corps achromatique du nou-

veau noyau. A ce moment un étranglement équatorial a amené la division incomplète de la spermatogonie en deux cellules-filles."

3. Der Verlauf der zweiten Theilung.

Die aus der ersten Theilung hervorgegangenen Tochterzellen, welche noch durch eine Substanzbrücke zusammenhängen, bereiten sich gleich darauf zu einer zweiten Theilung vor, ohne in ein Ruhestadium eingetreten zu sein. Auch der Kern geht nicht, wie man es sonst nach jeder Theilung zu sehen gewohnt ist, auf kurze Zeit zur Ruhe über. Es bilden sich in den Tochterzellen keine bläschenförmigen Kerne wieder aus, sondern es werden die aus der ersten Theilung entstandenen chromatischen Elemente direct zur Bildung der zweiten Kernfigur verwandt. Es sind dies Vorgänge, wie sie bisher im ganzen Thierreich einzig und allein bei der Entstehung der Richtungskörper beobachtet worden sind.

Die chromatischen Elemente bleiben nach der ersten Theilung ohne ihre Form zu verändern in der Nähe der Theilungsebene liegen, und zwar zwei Elemente bei der einen Ascarisart (Taf. III, Fig. 12), vier Elemente bei der anderen Art (Taf. III, Fig. 29); sie nehmen also in der Tochterzelle eine vollkommen excentrische Stellung ein, was sich auch in den nächst anschliessenden Stadien nicht ändert. Durch diesen Befund sind wohl van Beneden und Julin zu der oben referirten Angabe veranlasst worden, dass auch bei der ersten Theilung „les deux segments chromatiques occupent constamment une position tout à fait excentrique."

Auf der von der Theilungsebene abgewandten Seite der Stäbchen hat sich die Polstrahlung kenntlich an der reihenweisen Anordnung der Dotterkörner erhalten (Taf. III, Fig. 12). Auch bleibt hier noch die körnchenfreie Stelle im Dotter bestehen, in welcher das Polkörperchen mit seiner Sphäre eingeschlossen war und auch jetzt mit aller Deutlichkeit, aber in veränderter Form nachzuweisen ist. Von demselben geht der Anstoss zur neuen Theilung aus dadurch, dass es sich in zwei Körperchen spaltet, welche die Mittelpunkte für die beiden Polstrahlungen der zweiten Theilung liefern. Um die Spaltung selbst zu beobachten, was an gut gefärbten Präparaten leicht gelingt, obwohl es sich

nur um Substanztheilchen von der Grösse der kleinsten Mikroorganismen handelt, muss man schon zu den Endstadien der ersten Theilung zurückgehen (Taf. I, Fig. 26. Taf. II, Fig. 25, 26, 27).

Auf dem Stadium, auf welchem die chromatischen Elemente in zwei Gruppen auseinander gewichen sind, habe ich bei beiden Ascarisarten feststellen können, dass in jeder Polstrahlung statt eines einfachen Polkörperchens deren zwei eingeschlossen waren. In manchen Präparaten lagen dieselben bis zur Berührung dicht bei einander, so dass nur bei bester Beleuchtung und Oelimmersion die Verdoppelung erkannt werden konnte (Taf. II, Fig. 25), in anderen Zellen waren sie durch einen kleineren oder grösseren Zwischenraum getrennt, der bald nur dem eigenen Durchmesser des Körperchens gleichkam (Taf. I u. II, Fig. 26), bald das mehrfache desselben betrug (Taf. III, Fig. 12 u. 13). So lange sie einander genähert sind, werden sie von einer gemeinsamen Attractionssphäre eingeschlossen; mit Zunahme ihrer gegenseitigen Entfernung theilt sich die letztere. Es mag dies etwa mit dem Ende der ersten Zelltheilung zusammenfallen (Taf. III, Fig. 13, 14, 29).

Von jetzt ab weichen die beiden Polkörperchen mit ihren Sphären rasch nach entgegengesetzten Richtungen auseinander in einer Ebene, welche der ersten Theilungsebene parallel ist (Taf. III, Fig. 15, 30, 31, 34). In derselben Richtung beginnt auch der Zellkörper sich zu strecken und eine ovale Form anzunehmen. Auch die körnerfreie Stelle im Dotter, welche die Polkörperchen einschliesst, verändert je nach der Lage der letzteren ihr Aussehen. Gleich nach der ersten Theilung der Samenmutterzelle hat sie eine kuglige Form, diese geht in eine ovale und darauf in eine bisquitförmige über (Taf. III, Fig. 29—31). Schliesslich zerfällt die homogene Stelle, wenn die in ihnen gelegenen Polkörperchen um die Hälfte des Zellendurchmessers auseinander gerückt sind, in zwei kuglige Körper, zwischen denen sich mitten inne die chromatischen Elemente befinden (Taf. III, Fig. 34 u. 27, 28). Nach der ersten Theilung war die strahlige Anordnung der Dotterkörner undeutlicher und schwächer geworden. Mit der zunehmenden Entfernung der Attractionssphären bildet sie sich wieder schärfer aus und führt zu der einer jeden Theilung vorausgehenden characteristischen Anordnung der Zell-

substanz, wie sie in den Figuren 15 und 16 wahrzunehmen ist. Die ganze Dottermasse ist in zwei gleiche Hälften gesondert, deren jede um ein Polkörperchen strahlig angeordnet ist, indem die Dotterkörner sich in radiären Reihen aneinanderschliessen.

Während dieser Zeit verharren die chromatischen Elemente, deren Veränderungen wir erst bei der einen, dann bei der anderen Ascarisart untersuchen wollen, nicht in Unthätigkeit. Bei Ascaris megalocephala univalens verliessen wir sie auf dem Stadium, als sie nahe der Theilungsebene zu einem Paar zusammengefügt waren (Taf. III, Fig. 12). Je mehr nun aber die Polkörperchen auseinander weichen, um so mehr rücken die chromatischen Elemente in die Mitte zwischen beide Polstrahlungen (Fig. 15), und um so mehr lockert sich ihr Zusammenhang (Fig. 14); sie erfahren offenbar eine Drehung um ihre Basis, als welche wir die nach der ersten Theilungsebene gewandte convexe Seite bezeichnen wollen. So wird das Endresultat herbeigeführt, welches uns Figur 16 darbietet: die ursprünglich gleichgerichteten Spitzen der chromatischen Elemente schauen nach entgegengesetzten Richtungen nach je einem Pol der Theilungsfigur, während sie sich mit ihrer convexen Basis berühren in der die Kernaxe halbirenden Ebene, welche zur zweiten Theilungsebene wird. Ein Element ist wieder dem einen Polkörperchen, das zweite dem anderen zugewandt. Figur 18 (Taf. III) lässt uns dieselben von ihrer schmalen Seite, Fig. 16 u. 17 von der Breitseite erblicken; sie sind an ihrer Basis durch eine Brücke von Linin verbunden.

Auf etwas älteren Stadien weichen die chromatischen Elemente (Taf. III, Fig. 17, 18) nach den entgegengesetzten Polen auseinander, wobei sich die Lininsubstanz zu einem feinen Verbindungsfaden auszieht. An der Oberfläche des noch mehr in die Länge gezogenen Zellkörpers wird bald eine ringförmige Furche sichtbar, führt aber auch hier nur eine unvollständige zweite Theilung herbei, so dass alle vier durch successive Theilung aus der Samenmutterzelle entstandenen Tochterzellen durch kurze Stiele verbunden bleiben und einen Vierling bilden, welchem van Beneden den Namen Spermatogemme gegeben hat.

Bei Ascaris megalocephala bivalens sind die vier chromatischen Elemente, während die beiden Polkörperchen auseinander zu rücken beginnen, zunächst in einer Linie angeordnet und liegen excentrisch nahe der Theilungsebene (Taf. III, Fig. 29).

Dann verändern sie ihre Stellung, indem von den vier Elementen immer je zwei, die von Anfang an zu einem Paar verbunden waren, sich um ihre Längsaxe drehen (Taf. III, Fig. 30, 31, 34). Am besten erkennt man dies, wenn die Tochterzellen ihre breite Fläche, welche der ersten Theilungsebene entspricht, dem Auge des Beobachters zuwenden. So liegen in den Figuren 31 u. 34, 27 u. 28 die paarweise verbundenen chromatischen Elemente der Art, dass ihre Axen, die ursprünglich gleich gerichtet waren, sich unter stumpfem oder spitzem Winkel in Folge der Drehung schneiden. Auch befinden sie sich jetzt in etwas verschiedenen Ebenen in der Zelle, ein Paar höher, ein Paar tiefer; dabei stellen sie sich in die Mitte der Kernfigur zwischen den beiden Polkörperchen ein, die schliesslich bis an die entgegengesetzten Pole des ovalen Zellkörpers auseinander gerückt sind (man vergleiche Fig. 30, 31 u. 34 mit Fig. 27 u. 28). Abgesehen von dieser Drehung verändern ausserdem noch die beiden zu einem Paar bisher vereinten Elemente etwas später selbst ihre Stellung zu einander und lösen sich aus ihrem Zusammenhang, indem sie nach entgegengesetzten Richtungen auseinander weichen.

Das Endergebniss dieses complicirten Processes, welchen ich übrigens in allen seinen Stadien, die wahrscheinlich mit verschiedener Schnelligkeit vor sich gehen, nicht verfolgt habe, ist in der Figur 33 dargestellt. Zwei chromatische Elemente befinden sich in der Mitte des in die Länge gestreckten Zellkörpers auf der einen Seite, zwei auf der andern Seite der zukünftigen Theilungsebene, die einen sind mit ihrem in Spitzen auslaufenden Ende nach diesem, die anderen nach jenem Polkörperchen gerichtet, während die abgerundeten Enden je zweier Gegenstücke in der Theilungsebene zusammenstossen und durch Lininmasse verbunden sind.

Bei oberflächlicher Beobachtung könnte man leicht zu der Annahme verleitet werden, dass immer die nach einem Pol gewandten zwei Elemente von ein und demselben der ursprünglichen Paare abstammen. Dass dies aber nicht zutrifft, dass vielmehr die in der Theilungsebene noch zusammenhängenden Gegenstücke zu einem Paar gehören, geht sowohl aus den mitgetheilten Uebergangsstadien, noch schlagender aber aus dem Befund der anderen Ascarisart hervor. Denn da hier vor der letzten Theilung überhaupt nur ein Stäbchenpaar in

der Mutterzelle vorhanden ist, so muss jede Tochterzelle ihr einziges chromatisches Element durch Trennung des Paarlings empfangen.

Schon in der Figur 33 beginnt die Einschnürungsfurche aufzutreten. In Figur 32 hat sie tiefer eingeschnitten und die beiden Tochterzellen bis auf einen dünnen Verbindungsstiel getrennt. Die vier von einer Samenmutterzelle abstammenden Zellen sind so noch eine Zeit lang zu einer Spermatogemme (van Beneden) verbunden.

Historisches. Dass am Ende des Hodenschlauchs aus einer Samenmutterzelle vier Tochterzellen durch rasch sich folgende Theilungen entstehen, haben schon Reichert und Munk in zutreffender Weise beschrieben. Van Beneden und Julin nennen die zu einer Gruppe unter sich verbundenen Samenzellen eine Spermatogemme. Ueber die Vorgänge bei der zweiten Theilung selbst beschränken sie sich auf die Bemerkung, dass nach der ersten Theilung eine zweite ihr in jeder Beziehung ähnliche folgt. Dass hier ein wichtiger Unterschied obwaltet, insofern durch die zweite Theilung die Anzahl der chromatischen Elemente auf die Hälfte herabgesetzt wird und das Ruhestadium des Kernes vorher ganz ausgefallen ist, wurde von ihnen nicht bemerkt und erklärt sich dies aus ihrer schon früher berichteten Auffassung der Kernfiguren, wonach schon bei der ersten Theilung der Samenmutterzellen nur halb so viel chromatische Elemente als bei der Theilung der Ursamenzellen vorhanden sein sollen.

Der Inhalt des Samenleiters.

Durch die ganze Theilzone hindurch haben sich die Rachiden erhalten. An Zupfpräparaten kann man feine homogene Protoplasmastränge isoliren, die mit zahlreichen sich verzweigenden Seitenästchen besetzt sind. An den Enden derselben sitzen die Samenzellen fest, je vier, die von einer gemeinsamen Samenmutterzelle abstammen, unter einander zu einem Vierling verbunden. Bald nach der zweiten Theilung entwickelt sich nun an jedem Vierling ein besonderes Gebilde, welchem van Beneden den Namen Cytophor oder Samenzellenträger gegeben hat. Es scheidet nämlich jede Samenzelle an der Fläche, welche der

Mitte des Vierlings zugewandt ist und wo der gegenseitige Zusammenhang noch besteht, eine homogene Substanz aus. Diese bildet zuerst eine dünne Scheibe, die besonders bei Färbung mit Boraxcarmin eine Rosafarbe annimmt und gegen den mit Dotterkörnern erfüllten Theil des Zellkörpers scharf absticht. Weiterhin verdickt sie sich, setzt sich noch schärfer gegen die kuglige Samenzelle ab und nimmt die Form eines kurzen Kegels an (Taf. III, Fig. 36), dessen ausgehöhlte Basis den Samenkörper trägt, während die Spitze nach der Mitte des Vierlings gerichtet ist. Alle vier Kegel sind untereinander zu einem Kreuz (Taf. III, Fig. 35) verbunden und sind in dieser Weise schon von Munk, der über sie genaue und eingehende Angaben gemacht hat, sehr richtig beschrieben und abgebildet worden.

Van Beneden und Julin lassen die Substanz der Samenträger von den Zellen ausgestossen werden und sprechen die Vermuthung aus, dass sie, wenn auch nicht vom Chromatin des Kerns, so doch vom Inhalt der hellen Vacuolen abstammt, welche sie in den Kernsegmenten vor der Theilung beschrieben haben. Dass ist nun wohl keineswegs der Fall. Wenn überhaupt im Träger, der vorzugsweise eine protoplasmatische Bildung ist, Kernsubstanzen enthalten sind, so können es nur Reste von Kernsaft sein, nicht aber Substanzen, welchen wir in dem Zellenleben eine wichtigere Rolle zuzuweisen berechtigt sind. Ueberhaupt erscheint die Entstehung der Samenträger als ein ganz nebensächlicher Vorgang, der eine tiefere Bedeutung nicht besitzt und wahrscheinlich bei den Nematoden mit der Besonderheit der Rhachisbildung zusammenhängt.

In der Folge lösen sich die Samenkörper von ihren Trägern ab. Man findet daher auf einem Querschnitt durch den Samenleiter theils freie, kuglige Samenkörper, theils in den Lücken zwischen ihnen ihre ursprünglichen, jetzt selbständig gewordenen Träger (Taf. III, Fig. 35, 36). Letztere kommen, wie schon Munk richtig bemerkt hat, hier „gewöhnlich einzeln vor, manchmal nur noch zu vieren in ihrer ursprünglichen Lagerung zusammen, sehr selten hingegen zu zweien oder dreien vereinigt.“ Nach dem Ende des Samenleiters nimmt ihre Anzahl allmählich ab. Van Beneden und Julin bringen dies damit in Zusammenhang, dass die Körperchen, wenn sie mit der Wand des Samenleiters in Berührung kommen, von den daselbst gelegenen

grossen Epithelzellen aufgenommen und verdaut werden. „Les cytophores sont avalés par les amas protoplasmiques de l'épithélium signalés plus haut. On trouve de ces saillies bourrées de cytophores. Chaque cytophore coloré en rose se trouve au milieu d'une vacuole claire. Leur réfringence diminue en même temps que leur avidité pour les matières colorantes. Ils finissent par disparaître dans le protoplasme; ils sont très probablement digérés." Ich selbst habe diesem Vorgang keine Beachtung geschenkt und kann daher keine eigenen Beobachtungen darüber mittheilen.

Was schliesslich die Samenkörper selbst betrifft, so fallen dieselben bei beiden Ascarisarten etwas verschieden aus. Bei Ascaris megalocephala univalens schliesst ein Samenkörper gleich nach der Theilung nur ein einziges chromatisches Element ein, das in seine Mitte zu liegen kommt (Taf. III. Fig. 19). Hier wird es von einem homogenen Hof umgeben, dann folgt die Dottermasse, in welcher noch eine Zeit lang die Dotterkörner ihre radiäre Anordnung beibehalten. Das chromatische Element verändert seine Form wie ein amöboider Körper, es schickt nach allen Richtungen kleine Höcker und Fortsätze aus. Dann geht es gleichsam in eine Art von Ruhezustand über, indem es sich in einen kleinen compacten kugeligen, sich sehr intensiv färbenden Körper umwandelt (Taf. III. Fig. 20).

Bei der anderen Ascarisart erhält jeder Samenkörper nach der zweiten Theilung zwei chromatische Elemente (Taf. III. Fig. 37, 38). Dieselben sind durch einen kleinen Abstand von einander getrennt, sie schicken ebenfalls kleine Fortsätze aus (Fig. 38), so dass sie ein amöboides Aussehen gewinnen. Dann legen sich beide dicht an einander, platten sich an der Berührungsfläche ab und nehmen eine halbkuglige Form an (Taf. III. Fig. 40). Endlich verschmelzen sie zusammen zu einer Kugel, die den kugligen Kern der Samenkörper von Ascaris megalocephala univalens an Grösse übertrifft (Taf. III. Fig. 39), da sie aus der doppelten Menge chromatischer Substanz entstanden ist. Ab und zu sieht man Kerne, die durch eine Einschnürung oder durch einen in die Substanz eindringenden Spalt ihre Entstehung aus zwei Halbkugeln, bezüglich aus zwei chromatischen Elementen, noch erkennen lassen (Taf. III. Fig. 40).

Bei beiden Ascarisarten verändern die Samenkörper noch

ihre Form in hohem Grade, sowohl während ihres Durchtritts durch den Samenleiter und die Samenblasen (Taf. III, Fig. 21), als auch noch innerhalb der weiblichen Geschlechtswege, und so gewinnen sie schliesslich die eigenthümliche Gestalt eines kleinen Kegels oder Fingerhuts, in welcher Form man sie bei der Befruchtung in das Ei eindringen sieht. Nähere Angaben über diese Veränderungen, die dem Zweck dieser Arbeit ferner liegen und daher nicht verfolgt worden sind, findet man in den Arbeiten von Munk und von van Beneden.

Dass bei Ascaris megalocephala zwei verschiedene Arten von Samenkörpern entsprechend den zwei verschiedenen Arten von Eiern vorkommen, ist allen Forschern, mit Ausnahme von Boveri, entgangen. Die hierauf bezügliche Stelle im zweiten Heft seiner Untersuchungen lautet: „Selbst in einer grossen Anzahl nicht kopulirter Spermatozoën habe ich die Zusammensetzung der homogenen Chromatinkugel aus zwei Halbkugeln mit vollster Sicherheit feststellen können. Bei richtiger Lage sieht man den Kreis, als welchen sich der Kern im optischen Schnitt repräsentirt, in der Richtung eines Durchmessers, und zwar meistens desjenigen, der mit der Axe des Spermatozoons zusammenfällt, von einer ganz scharfen Linie durchzogen, und nicht selten entspricht dieser inneren Scheidewand an der Oberfläche der Kugel eine seichte circuläre Rinne, so dass der Kern einem Froschei mit der ersten Furche gleicht. Ja, es kam mir sogar ein Spermatozoon zur Beobachtung, in welchem statt einer einzigen Kugel deren zwei etwa halb so grosse vorhanden waren, die sich an einer beschränkten Stelle berührten und hier etwas gegen einander abgeplattet waren. Ist es demnach, wenn nicht sicher, so doch im höchsten Grade wahrscheinlich, dass der Kern des Spermatozoons in allen Stadien seines Bestehens aus zwei chromatischen Elementen zusammengesetzt ist, so gilt dies doch nur für die Samenkörperchen jener Männchen, deren Weibchen Eier mit zwei chromatischen Elementen erzeugen (Typus Carnoy). Jenen Weibchen dagegen, deren Eier nur ein chromatisches Element besitzen (Typus v. Beneden), entsprechen Männchen, bei denen auch das Spermatozoon nur ein einziges Element enthält. Diese letzteren Spermatozoën unterscheiden sich von jenen anderen durch ihre etwas geringere Grösse, besonders aber durch das viel geringere Volumen ihres Kerns, der im Ei niemals in zwei Stücke zerfällt.“

Die Eibildung bei Nematoden.

Das Ei von Ascaris megalocephala ist in den letzten Jahren von so verschiedenen Forschern auf das gründlichste untersucht worden, dass das Object bald als erschöpft gelten könnte. Ich beabsichtige auch nicht neue eigene Untersuchungen über die Bildung der Richtungskörper und die Befruchtung mitzutheilen. Zwar bestehen auf diesem Gebiete noch einige Streitpunkte, auch mag noch Manches zu Tage zu fördern sein, was zu wissen von Wichtigkeit wäre; für den Zweck der Vergleichung der Ei- und Samenbildung und die später daraus zu ziehenden Schlüsse scheinen mir indessen die Thatsachen vollkommen zu genügen, welche durch die Arbeiten von van Beneden, Boveri, Carnoy und Gehuchten, Nussbaum, Zacharias und Kultschitzky zu Tage gefördert worden sind. Anders liegt es dagegen mit den ersten Entwicklungsstadien der Eizelle, welche merkwürdiger Weise von den meisten Forschern ganz unberücksichtigt gelassen worden sind. Hier war eine Lücke auszufüllen und das Material zur Vergleichung durch neue Untersuchungen herbei zu schaffen.

Während bei Ascaris megalocephala die männlichen Geschlechtsorgane unpaar sind, stellen die weiblichen paarige Bildungen dar, zwei lange Schläuche, die sich erst nahe der Ausmündung zu einer kurzen, unpaaren Scheide vereinigen. Die Hodenanlagen haben sich also bei den Männchen nur einseitig entwickelt, etwa wie bei den Vögeln der rechte Eierstock verkümmert, der linke allein erhalten ist.

Jede der beiden weiblichen Geschlechtsröhren lässt, wie die einfache Hodenröhre, mehrere durch ihren Inhalt unterschiedene Abschnitte erkennen, die man als Eierstock, Eileiter und Gebärmutter bezeichnet hat. Dieselben sind den vom männlichen Geschlechtsapparat beschriebenen Abtheilungen nicht direct vergleichbar, was ein Studium ihres Inhalts ergeben wird. Auf die Sonderung in Abtheilungen haben eben beim Weibchen noch andere Momente eingewirkt als beim Männchen, wie die beträchtlichere Grösse der Eier und die Befruchtung derselben im Innern des Geschlechtsapparats. Hieraus erklärt sich das Fehlen der Uebereinstimmung in Merkmalen, die übrigens mehr nebensächlicher Art sind. So entspricht, um es gleich zu sagen, der Eier-

stock nur einem Theil des Hodens, und zwar nur den beiden ersten Abschnitten, die ich oben als Keim- und Wachsthumszone beschrieben habe.

Die Eierstocksröhre.

Die beiden Abschnitte, in welche der Eierstock ganz naturgemäss eingetheilt werden muss, kann ich genau mit denselben Worten, die ich für die beiden ersten Abschnitte der Hodenröhre gebraucht habe, definiren:

In der Keimzone findet eine lebhafte Vermehrung der ziemlich kleinen Keimzellen statt, die ich als Ureier bezeichnen will, da sie den Ursamenzellen des Hodens entsprechen. Im Gegensatz hierzu zeichnet sich der zweite Abschnitt, „Die Wachsthumszone" durch die vollständige Abwesenheit von Theilungsfiguren aus. Der Kern befindet sich durchweg im bläschenförmigen Stadium der Ruhe. Dagegen nehmen jetzt die durch Vervielfältigung in der Keimzone herangebildeten Elemente allmählich an Grösse zu. Sie entsprechen den Samenmutterzellen der Wachsthumszone des Hodens und können daher auch als Eimutterzellen oder als unreife Eier bezeichnet werden.

a) Der Inhalt der Keimzone.

Als ich an die Untersuchung der Keimzone heranging, war ich vor allen Dingen gespannt zu erfahren, ob sich hier die eigenthümlichen Zwischenkörperchen, welche van Beneden beim Hoden entdeckt und den Richtungskörpern verglichen hat, finden würden. Sie mussten fehlen, wenn die Deutung van Beneden's richtig ist, ihr Vorhandensein dagegen musste zu Gunsten meiner Ansicht sprechen, dass sie in Rückbildung begriffene Keimzellen seien. Schon die ersten Schnitte belehrten mich von ihrem Vorhandensein. Die Keimzone des Eierstocks setzt sich daher ganz ebenso wie diejenige des Hodens aus drei Bestandtheilen zusammen, aus dem Protoplasma der Rhachis, aus Ureiern und aus den Zwischenkügelchen.

Die Rhachis (Taf. IV. Fig. 2) zeigt in der Keimzone grosse Aehnlichkeit mit der entsprechenden Bildung der Hodenröhre (Taf. IV. Fig. 1), während dies später in der Wachsthumszone

nicht mehr der Fall ist. Sie besteht aus einem centralen Protoplasmastrang, von welchem sich wie beim Hoden am Anfang der ausserordentlich feinen Röhre vier kurze Rhachislamellen erheben, so dass auf dem Querschnitt ein Kreuz zu Stande kommt. Nach der Wachsthumszone zu entwickeln sich auf den vier primären Lamellen noch einige secundäre, aber nur in geringer Anzahl (Taf. IV. Fig. 5). In Folge dessen bleibt das Querschnittsbild ein einfacheres, als beim Hoden. Dazu gesellt sich noch ein zweiter Unterschied, dass die Rhachis im Eierstock protoplasmareicher als im Hoden ist und dass daher auch die von ihr ausgehenden Rhachislamellen viel compacter als die entsprechenden Gebilde im Hoden erscheinen.

Um die Rhachis bilden die kleinen Ureier einen geschlossenen Mantel, der am dünnsten Anfangstheil der Röhre nur aus ein bis zwei Zellenlagen besteht (Taf. IV. Fig. 2). Später verdickt sich der Mantel zwischen den Rhachislamellen, so dass fünf bis sechs Zellen übereinander zu liegen kommen (Fig. 5).

Die kleinen Ureier sind von Ursamenzellen nicht zu unterscheiden. Im Zustand der Ruhe zeigt der bläschenförmige Kern ein Liningerüst, in dem grössere und kleinere Chromatinkügelchen eingebettet sind. In seinen Maschenräumen liegen gewöhnlich zwei kleine, echte Nucleolen. Beim Uebergang in den thätigen Zustand bildet sich ein feiner Chromatinfaden aus und durchsetzt in vielen unregelmässigen Windungen den Kernraum (Taf. IV. Fig 9).

Auf dem Spindelstadium ist wieder auf das klarste der Nachweis zu führen, dass man zwei verschiedene Arten von Ascaris megalocephala zu unterscheiden hat, kenntlich an der Zahl der chromatischen Elemente, die bei jeder Kerntheilung entstehen.

Bei Ascaris meg. univalens (Typus van Beneden) fand ich stets nur zwei lange, stark gewundene Fäden, deren Enden zuweilen kreuzweise über einander gelegt waren. Figur 12 zeigt uns dieselben bei seitlicher Ansicht der Spindel, Figur 13 bei der Polansicht. Bei der anderen Ascarisart begegnet man auf dem Spindelstadium stets vier Fäden (Taf. IV. Fig. 10 und Fig. 14). Da sie ziemlich lang und vielfach geschlängelt sind, lässt sich ihre Zahl für gewöhnlich nur dann gut bestimmen, wenn man die Spindel von einem Pol aus erblickt. Eine solche Ansicht ist in Figur 14 dargestellt. Mit ihren grösseren und kleineren Windungen liegen die Chromatinfäden genau in der Aequatorialebene der Kern-

theilungsfigur. Bei seitlicher Ansicht der letzteren decken sich daher die Fäden so, dass ihre Zahl nicht zu bestimmen ist. Wohl aber ist eine Zählung noch bei schräger Lage der Spindel möglich, wie die Figuren 10 und 11 lehren. In manchen Fällen habe ich eine Längsspaltung der vier Fäden an Präparaten, die in Flemming'schem Gemisch conservirt waren, auf das deutlichste nachweisen können (Fig. 11).

Die Polkörperchen traten in Folge ihrer dunkelrothen Färbung durch Säurefuchsin mit derselben Deutlichkeit, wie bei den Ursamenzellen hervor. An Objecten, die in Flemming'scher Flüssigkeit gelegen hatten, war auch die die Polkörperchen einhüllende Attractionssphäre durch besondere Färbung als kleiner scheibenförmiger Körper an den beiden Spindelenden zu erkennen. Die Spindelfasern selbst markirten sich an den Balsampräparaten nur wenig.

Abgesehen von der verschiedenen Anzahl der Chromatinschleifen unterscheiden sich übrigens die Ureier der beiden Ascarisarten durch ihre Grösse. Die Zellen und auf dem Theilungsstadium auch ihre Spindeln sind bei Ascaris megalocephala bivalens (Carnoy) von mehr als doppelter Grösse im Vergleich zur anderen Ascarisart mit der kleinern Anzahl chromatischer Elemente. Die bei derselben Vergrösserung mit dem Zeichenprisma gezeichneten Figuren (Taf. IV. Fig. 10, 11 u. Fig. 12 u. 13) lassen den ganz auffallenden Grössenunterschied sofort erkennen.

Der letzte Bestandtheil der Keimzone oder die Zwischenkügelchen[1]) finden sich nur in sehr beschränkter Anzahl. Meist

1) Als ich meine Untersuchungen über Ei- und Samenbildung abgeschlossen und den das Beobachtungsmaterial beschreibenden Theil schon ausgearbeitet hatte, erhielt ich eine kurze vorläufige Mittheilung von Lameere, in welcher berichtet wird, dass er im Anfangstheil des Eierstocks von Ascaris ebenfalls corpuscules résiduels, wie im Hodenschlauch entdeckt habe. Er zieht daraus den Schluss, dass die Richtungskörper nicht den corps résiduels entsprechen können und bemerkt dazu: „l'oeuf et le spermatozoïde subissent donc parallèlement sous forme d'expulsion de corpuscules résiduels la réduction karyogamique que trahit la composition des pronuclei." Auch von Boveri sind die corpuscules résiduels im Eierstock von Ascaris beobachtet worden, wie aus einer kurzen Bemerkung desselben in seiner neuesten, soeben erschienenen Schrift (pag. 64 der Separatausgabe) hervorgeht. Lameere, Boveri und ich haben demnach unabhängig von einander gleichzeitig dieselbe Entdeckung gemacht.

sind auf einem Querschnitt nur ihrer zwei bis drei zu zählen, zuweilen ist kein einziges nachzuweisen (Taf. IV. Fig. 5). Die Zwischenkügelchen haben gewöhnlich die Form einer Birne (Taf. IV. Fig. 18) und bestehen aus einer homogenen protoplasmatischen Substanz, die am verjüngten Ende der Birne angesammelt ist, und aus einem homogenen Klumpen, der sich Farbstoffen gegegenüber wie Chromatin verhält. In einigen Fällen war das Chromatin aus zwei Stücken zusammengesetzt, was vielleicht darauf hindeutete, dass die Zwischenkörperchen aus der Theilhälfte einer Zelle entstanden sind und dass die Chromatinschleifen anstatt wieder einen bläschenförmigen Kern zu liefern, bei der Rückbildung zu einem homogenen Klumpen zusammengeschmolzen sind. Genaueres habe ich über die Entstehung der Zwischenkörperchen nicht ermittelt; eine tiefere Bedeutung für die Eibildung kann ich ihnen ebensowenig wie für die Samenbildung beilegen und bin auch hier der früher näher begründeten Meinung, dass es sich um rückgebildete Ureier handelt. Noch im Anfang der Wachsthumszone kommen sie auf Querschnitten vereinzelt vor, verlieren sich dann aber früher als in der Hodenröhre, wahrscheinlich weil ihre Anzahl im Eierstock von Anfang an eine geringere ist und weil sie bei der bedeutenden Grössenzunahme der Eier noch mehr auseinandergedrängt und zerstreut werden.

b) Der Inhalt der Wachsthumszone.

Am Beginn der Wachsthumszone, die sich allein daran erkennen läst, dass die Theilprocesse ganz aufgehört haben, verdickt sich die centrale Rhachis mit den von ihr ausgehenden, kurzen Rhachislamellen bedeutend; dadurch werden die kleinen Eizellen an die Oberfläche der Röhre gedrängt, sie gleichen einem mehrfach geschichteten Pflasterepithel (Taf. IV. Fig. 5). Indem nun die Eier durch Ausbildung von Dottermaterial an Grösse rasch zunehmen, ordnen sie sich mehr und mehr in einer einfachen Lage um die centrale Rhachis an und gewinnen die Form von langen Kegeln, die mit ihrer Basis an der Oberfläche der Eiröhre beginnen und mit ihrer Spitze nach Innen gerichtet sind (Taf. IV. Fig. 6). Sie sehen auf einem Querschnitt wie ein aus riesigen Cylinderzellen gebildetes Epithel aus, das um die Rhachis wie um einen Drüsenhohlraum herumliegt. Während Zwischenkügelchen am Anfang der

Wachsthumszone wenn auch in sehr geringer Anzahl vorkommen, konnte ich sie auf diesem Stadium gar nicht mehr auffinden.

Mit der Vergrösserung der Eier nimmt auch der bläschenförmige Kern an Umfang zu und kommt dabei ganz an die Basis des Kegels dicht unter die Oberfläche der Eiröhre zu liegen. An den kleinen Eiern hat sich die chromatische Substanz ähnlich wie an Samenmutterzellen zu einem Klumpen zusammengezogen, der eine fein-spongiöse Beschaffenheit besitzt. Daneben findet sich ein echter Nucleolus, der die früher erwähnten Reactionen des Paranuclein darbietet (Taf. IV, Fig. 4).

So eingehend wie bei den Samenmutterzellen habe ich bei den Eiern die Formveränderungen, welche die verschiedenen Kernsubstanzen durchzumachen haben, nicht verfolgt. Ich wende mich daher gleich zur Beschreibung der Reifezone.

Eileiter und Gebärmutter.

(Die Reifezone.)

Den Beginn derselben verlege ich an die Stelle, wo sich die Eier von der Rhachis abzulösen im Begriff sind. Dass dieser Zeitpunkt gekommen ist, erkennt man an Querschnitten zuerst an Lageveränderungen des Kerns. Derselbe verlässt jetzt die Basis des Kegels und wandert mehr in die Mitte des Eies, das kürzer und breiter wird. Der Zusammenhang zwischen den einzelnen Eiern, die früher wie Cylinderepithelzellen dicht zusammengepresst waren, lockert sich dabei. Die Verbindung mit der Rhachis wird gelöst. Das Ei tritt jetzt als freier membranloser Körper, der allmählich eine ovale Form annimmt, in den als Eileiter bezeichneten Abschnitt, aus diesem dann in die Gebärmutter ein, wo die Befruchtung stattfindet.

Während der Ablösung von der Rhachis und einige Zeit nach derselben ist im Keimbläschen der Nucleolus, der im Innern eine kleine Vacuole einschliesst, noch nachweisbar; was später aus ihm wird, ist nicht, wie es bei den Samenmutterzellen geschehen ist, von mir verfolgt worden; ebenso nicht die Entstehung der chromatischen Elemente aus der chromatischen Substanz. Figur 38 auf Taf. I zeigt uns ein Keimbläschen von einem in Ablösung begriffenen Ei: dicht unter der Kernmembran den sich in Alaunfuchsin intensiv färbenden Nucleolus und in einiger Entfernung

von ihm die chromatische Substanz, die in undeutlicher Weise eine Sonderung in vier Stücke erkennen lässt.

Wenn die Befruchtung erfolgt ist und die Membran des Keimbläschens sich aufgelöst hat, sind die chromatischen Elemente am deutlichsten zu erkennen; sie sind jetzt den entsprechenden Gebilden der Samenmutterzellen (Taf. II. Fig. 11 und 15) ausserordentlich ähnlich, kurze, ein wenig gekrümmte, sich intensiv färbende Stäbchen. Ihre Zahl beträgt bei Ascaris megalocephala bivalens acht. Je vier liegen einander parallel (Taf. IV. Fig. 15 und 16) und sind durch Lininmasse verbunden, die sich von einem Stäbchen zum andern herüberspannt, sie bilden zusammen ein Bündel, das von Boveri als ein chromatisches Element gedeutet worden ist, während es in Wahrheit, worin ich ganz mit Carnoy übereinstimme, aus vier Elementen zusammengesetzt ist. Die beiden Bündel sind durch einen kleinen Zwischenraum getrennt und nehmen verschiedene Stellungen zu einander ein in der schon für die Samenmutterzellen genau beschriebenen Weise. Entweder liegen sie mit ihren Längsaxen parallel oder so, dass sie sich unter spitzem oder rechtem Winkel schneiden. Den ersteren Fall finden wir auf Taf. IV. Fig. 16, den zweiten Fall in Figur 17 dargestellt, wo wir die Stäbchen des einen Bündels ihrer Länge nach, die Stäbchen des anderen Bündels von ihrem einen Ende aus in der Verkürzung sehen.

Auf späteren Stadien der Richtungskörperbildung werden die chromatischen Elemente kürzer und dicker, eine Erscheinung, die wir in derselben Weise auch bei der Entwicklung der Samenmutterzellen kennen gelernt haben.

Was die Bildung der Richtungskörper betrifft, so habe ich hier den Untersuchungen meiner Vorgänger, namentlich der genauen mustergültigen Darstellung von Boveri Nichts hinzuzufügen; nur in der Deutung dessen, was man als chromatisches Element zu bezeichnen hat, weiche ich von Boveri ab und werde ich mich über diesen Punkt im nächsten Abschnitt, der über die Vergleichung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte handelt, noch genauer aussprechen. Da ich jetzt die genügenden Unterlagen zu einer Vergleichung gewonnen zu haben glaube, will ich hiermit die Detailuntersuchung abschliessen.

Vergleichung.

Um Ei- und Samenbildung zu vergleichen, giebt es wohl kein geeigneteres Object als die Nematoden.

Bei ihnen lässt sich die Vergleichung bis in's kleinste Detail durchführen. Für ein jedes Entwicklungsstadium in der Hodenröhre kann leicht ein genau entsprechendes Stadium in der Eiröhre aufgefunden werden. In beiderlei Geschlechtsorganen sind drei wohl characterisirte, einander entsprechende Abschnitte: eine Keimzone, Wachsthumszone und Theilzone zu unterscheiden.

1. Die Keimzone.

Im Bereich der Keimzone sind Durchschnitte durch die Hodenröhre und Eiröhre so ausserordentlich ähnlich, dass Uebung und Erfahrung dazu gehört, um nicht die Präparate zu verwechseln. Eine Unterscheidung ist nur auf Grund nebensächlichen Details möglich. Die fundamentalen Vorgänge sind dieselben. Männliche und weibliche Keimzellen sind in ausserordentlich lebhafter Vermehrung auf dem Wege der gewöhnlichen indirecten Theilung begriffen. Der Verlauf der Theilung weicht in nichts von dem Hergang ab, wie er für die Theilung der Furchungszellen des Nematodeneies bekannt ist. Die Zahl der auf dem Spindelstadium entstehenden chromatischen Elemente ist die gleiche und beträgt bei der einen Art vier, bei der anderen Art zwei in beiden Geschlechtern. Sowohl zwischen den Ursamenzellen, als auch zwischen den Ureiern kommen Zwischenkörperchen vor, die Corps résiduels, sehr kleine Protoplasmaklümpchen, welche Chromatinbrocken einschliessen. Ich halte sie für verkümmerte Keimzellen. Die Hypothese van Beneden's und Julin's, dass die Zwischenkörperchen im Hoden den Richtungskörperchen entsprechen, wie sie bei der Eireife gebildet werden, wird schon durch die einfache Thatsache hinfällig, dass ganz dieselben Gebilde bei Ascaris auch in der Keimzone der Eiröhre nachweisbar sind. Die „Corps résiduels" des Hodens sind also den Corps résiduels des Eierstocks gleichwerthig und haben mit der Bildung der Richtungskörperchen (der globules polaires) auch nicht im Entferntesten etwas zu schaffen.

Indessen wenn auch der Vergleich mit den Richtungskörperchen nicht haltbar ist, so könnte doch der zweite Theil der Hypothese von van Beneden und Julin zu Rechte bestehen, dass die Corps résiduels einer Ausstossung von Chromatinschleifen ihren Ursprung verdanken. Der Vorgang würde dann bei beiden Geschlechtern in der Keimzone stattfinden und den Zweck haben, die Chromatinmasse und die Anzahl der Chromosomen zu reduciren. Auch diese Ansicht kann ich nicht theilen, so verlockend sie auch Vielen erscheinen mag, welche unter dem Bann der sich von Jahr zu Jahr mehr geltend machenden Strömung stehen, dass bei der Entwicklung der Geschlechtsproducte eine Ausstossung von Kerntheilen einmal eintreten müsse. Indem ich eine allgemeinere Erörterung dieser „Ausstossungstheorie“ für später verspare, beschränke ich mich auf einige Bemerkungen zum Thatsächlichen im vorliegenden Fall. In dieser Beziehung muss ich hervorheben, dass ich auf den zahlreichen Schnittpräparaten nie eine Abweichung vom gewöhnlichen Theilungsprocess beobachtet habe. Stets waren je nach der Ascarisart vier oder zwei Schleifen in den Prophasen der Theilungsfigur, niemals aber drei oder eine vorhanden. Niemals sah ich einer Zelle einen Höcker mit einer Chromatinschleife aufsitzen oder ein anderes derartiges Bild, welches sich zu Gunsten einer Ausstossung hätte verwerthen lassen. Endlich spricht gegen eine Austossung das Missverhältniss in der Anzahl der Keimzellen und der Zwischenkörperchen. Wenn eine gesetzmässige Abwerfung von Chromatinschleifen stattfinden würde, so müsste man erwarten, dass beim Eintritt in die Wachsthumszone jede Eizelle und jede Samenzelle sich einer oder zweier Chromatinschleifen entledigt hat. Auf jede Geschlechtszelle würden mithin ein oder zwei Zwischenkörperchen kommen. Das ist aber bei weitem nicht der Fall; die Zahl der Zwischenkügelchen ist eine sehr viel geringere, namentlich in der Eiröhre. Auch Boveri hebt in seiner neuesten Schrift ausdrücklich hervor, „er hat niemals den geringsten Anhaltspunkt dafür gefunden, dass die corpuscules résiduels aus den karyokinetischen Figuren ausgestossene Chromosomen wären.“ Im Uebrigen ist die Ausstossung von Kernschleifen wärend der Theilung ein Vorgang, der bis jetzt ohne Analogie in der Literatur dasteht und daher nur auf Grund von sicheren Beobachtungen angenommeu werden sollte. Daraus folgt, dass männliche und weibliche Geschlechts-

zellen aus der Keimzone in die Wachsthumszone eintreten, ohne eine Verringerung ihrer Kernmasse oder eine Reduction in der Anzahl ihrer chromatischen Elemente erfahren zu haben.

2. Die Wachsthumszone.

In diesem zweiten Abschnitt der Geschlechtsröhren treten in der Anordnung der Eier und Samenzellen erhebliche Verschiedenheiten hervor. Erstere nehmen an Grösse ausserordentlich zu und ordnen sich dabei in einfacher Lage um eine central gelegene Rhachis an. Die Samenzellen dagegen, die sich zwar auch, aber im Vergleich zu den Eiern viel weniger vergrössern, sitzen zahlreichen Rhachislamellen mit Protoplasmafäden auf, so dass sie auf einem Durchschnitt in vielen Schichten nebeneinander die Hodenröhre ausfüllen.

Doch diese Unterschiede sind nur nebensächlicher Natur, weil eine Folge der ungleichen Grösse der beiderlei Geschlechtsproducte. Wichtiger sind die übereinstimmenden Merkmale, welche uns die entsprechenden Abschnitte der Ei- und Hodenröhre als gleichwerthig erscheinen lassen. Erstens hören beiderlei Geschlechtszellen fortan vollständig auf, sich noch weiter auf dem gewöhnlichen Wege der indirecten Theilung zu vermehren. In Bezug auf die Vermehrung sind die Ei- und Samenmutterzellen, wie wir die Geschlechtsproducte in dieser Phase ihrer Entwicklung wohl am besten bezeichnen, in ein Stadium absoluter Ruhe eingetreten. Bei den Eiern vollzieht sich auf diesem Stadium ihre ausserordentliche Substanzzunahme auf dem Wege der Ernährung. Die bläschenförmigen Kerne nehmen bei Ascaris in beiden Geschlechtern an Grösse erheblich zu und zeigen dabei in der Anordnung der chromatischen und achromatischen Substanz Veränderungen, für deren Bedeutung uns noch das Verständniss fehlt. Beiderlei Geschlechtsproducte treten darauf, um befruchtungsfähig zu werden, noch in eine letzte wohl characterisirte Entwicklungsperiode ein. Beim Hoden vollzieht sich dieselbe in der Theilzone.

3. Die Theilzone.

Der Theilzone der Hodenröhre entsprechen am weiblichen Geschlechtsapparat der Nematoden die Abschnitte, in welchen sich die Eier von der Rhachis ablösen und die Richtungskörper zu bilden beginnen, wobei sie gleichzeitig befruchtet werden. Dieser Vergleich bedarf ausführlicher Begründung. Denn auf den ersten Blick scheint gerade das Gegentheil von Uebereinstimmung hier vorzuliegen. Die Samenmutterzellen sind noch mit der Rhachis verbunden und liefern durch zwei auf einanderfolgende Theilungen die Samenkörper, die dann erst frei zu werden beginnen. Die Eimutterzellen haben sich schon von der Rhachis getrennt und sind durch den Eileiter in die Gebärmutter eingetreten; sie haben schon eine ovale Form angenommen und sind zur Aufnahme der Samenkörper bereit. Der Bildung der Polzellen scheint auf den ersten Blick in der Entwicklungsgeschichte der Samenkörper nichts zu entsprechen. Und doch liegt gerade hier der Punkt, wo die Vergleichung anzusetzen hat. Die Veränderungen, welche sich am Kern einerseits bei der Umwandlung der Samenmutterzellen in Samenzellen, anderseits bei der Bildung der Richtungskörper abspielen, zeigen eine ausserordentliche, sehr auffällige Aehnlichkeit. In beiden Fällen folgen unmittelbar auf einander zwei Kerntheilungen, ohne dass dazwischen der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe überginge, in beiden Fällen wird bei der zweiten Theilung die Anzahl der chromatischen Elemente auf die Hälfte der gewöhnlichen Zahl herabgesetzt.

In der ganzen Kernliteratur ist etwas Aehnliches bisher an keinem einzigen Object ausser an den Geschlechtsproducten nachgewiesen worden. Die beiden Vorgänge sind daher so aussergewöhnlicher Natur, dass meiner Meinung nach sie schon an sich genügen würden, den Vergleich gerechtfertigt erscheinen zu lassen. Die Uebereinstimmung lässt sich aber noch viel weiter bis ins kleinste Detail verfolgen. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes ist es wohl am Platz, auf jeden einzelnen Punkt genau einzugehen, wobei ich Gelegenheit nehmen werde, abweichende Ansichten einiger Forscher, die in der Literatur bestehen, einer genauen Besprechung zu unterwerfen.

Nachdem ein länger dauernder, bläschenförmiger Ruhezustand vorausgegangen ist, treten die Kerne der Eimutterzellen und der Samenmutterzellen in eine letzte Phase erneuter Thätigkeit ein. Hierbei ordnet sich die chromatische Substanz in unregelmässiger Weise zu Fäden an und wird in beiden Fällen in eine gleich grosse Anzahl chromatischer Elemente abgetheilt. Bei den Samenmutterzellen von Ascaris meg. bivalens entstehen im Kernraum zwei Gruppen von je vier langen chromatischen Fäden, die durch Lininmasse zum Theil untereinander zusammenhängen. Dasselbe ist bei den Eimutterzellen derselben Art der Fall. Bei Ascaris univalens wird in beiden Geschlechtern nur eine Gruppe von vier Fäden gebildet. Im weiteren Verlauf der Entwicklung verkürzen sich überall die Fäden, mag ihre Gesammtzahl acht oder vier betragen, allmählich in sehr hohem Grade und werden dabei dicker, compacter, homogener und stärker färbbar. Bei der Verkürzung gruppiren sich je vier zusammengehörige Fäden zu einem Bündel zusammen und werden durch Lininsubstanz zusammengehalten.

Ich betrachte nun einen jeden der vier Fäden und das durch Verkürzung entstandene compactere Stäbchen als ein chromatisches Element; damit berühre ich einen strittigen Gegenstand, über welchen in den letzten Jahren zwei entgegengesetzte Meinungen aufgetaucht sind. Auf der einen Seite stehen Carnoy, Gehuchten, Weismann, Platner und Andere. Carnoy und Gehuchten erblicken in den Stäbchen des Keimbläschens acht resp. vier unabhängige, chromatische Elemente: „Un remarquera“ erklärt Gehuchten, „que les quatre bâtonnets de chaque groupe sont toujours indépendants, quoique en dise Boveri.“ Einen entgegengesetzten Standpunkt nehmen van Beneden, Julin und Boveri ein. In ihrer Schrift über die Spermatogenese von Ascaris bezeichnen van Beneden und Julin die in den Samenmutterzellen entstehenden Gruppen von vier Stäbchen als die primären Schleifen, die sich bei der Theilung in die Tochterschleifen der Länge nach spalten sollen. Am eingehendsten hat Boveri diese Fragen für die Eizelle erörtert; er bezeichnet die ganze Gruppe von vier Stäbchen als ein einziges chromatisches Element, das annähernd die Form eines vierseitigen Prismas mit quadratischer Grundfläche besitzt. Zwar gibt er zu, dass dieses Element schon in vier Unterabtheilungen

gesondert und daher viertheilig sei. „In jedem Element“, bemerkt er, „ist nicht nur die Theilung in zwei Tochterelemente, sondern auch die Theilung dieser Tochterelemente selbst, die erst bei der zweitfolgenden Kerntheilung zum Vollzug kommen soll, vorbereitet; in dem Element des Keimbläschens sind die Elemente der vier Enkelzellen schon vorhanden.“ Boveri bekämpft die Auffassung von Carnoy, dass die in einer Gruppe vereinten vier Stäbchen selbständig und für sich den bei anderen Theilungen zu beobachtenden Elementen gleichwerthig seien. Er lässt sie noch durch Chromatinbrücken untereinander verbunden sein und nennt sie die einstweilen vorbereiteten „Tochter- und Enkelelemente, welche durch die beiden nun folgenden Theilungen von einander getrennt werden.“ Während also nach Carnoy und Gehuchten das Keimbläschen acht chromatische Elemente besitzt, enthält es nach Boveri nur deren zwei.

Für manche theoretische Erörterungen hat diese Angelegenheit eine principielle Bedeutung; misst ihr doch Boveri einen solchen Werth bei, dass er sie als ein Hauptergebniss seiner Untersuchung über die Eireife betrachtet. Ich will daher versuchen die Streitfrage nach allen Seiten möglichst klar zu legen. Zu dem Zwecke ist vor allen Dingen wichtig, sich ein bestimmtes Urtheil darüber zu bilden, in wie weit den Theilen, die Carnoy, Gehuchten und ich als chromatische Elemente im bläschenförmigen Kern bezeichnet haben, eine Selbständigkeit zukommt und in welcher Weise sie aus dem ruhenden Zustand des Kernes ihren Ursprung gewonnen haben.

In Bezug auf den ersten Punkt kann ich nicht die Ansicht von Boveri theilen, dass die Stäbchen einer Gruppe durch Chromatinbrücken unter einander in Zusammenhang stehen. Was sich von einem zum andern Elemente herüberspannt und ihrer Oberfläche häufig ein zackiges Aussehen verleiht, sind Lininfäden. Dieselben spannen sich aber auch in den bläschenförmigen Kernen der Samenmutterzellen zwischen den chromatischen Elementen zweier verschiedener Gruppen und sogar zwischen diesen und der Kernmembran aus. Schon im bläschenförmigen Kern der Mutterzelle sind bei der Spermatogenese die chromatischen Elemente, welche den Samenkörpern bei den Theilungsprocessen zugetheilt werden, fertig angelegt, also acht Elemente bei der einen, vier bei der andern Ascarisart. Bei den Eiern ist es

nicht anders. Die chromatischen Elemente erfahren auf keinem der zwei Theilstadien, die zur Entstehung der Samenkörper und der zwei Polzellen führen, eine Längsspaltung, wie beim gewöhnlichen Theilungsprocess, sondern nur eine Vertheilung auf die Tochterzellen, indem die in einer Gruppe enthaltenen fertigen Gebilde nach bestimmten Gesetzen in entgegensetzten Richtungen auseinanderweichen.

Ganz ausschlaggebend aber für die Selbständigkeit der chromatischen Elemente sind die Beobachtungen, welche ich über ihre Entstehung bei den Samenmutterzellen gewonnen habe. Hier treffen wir auf einem bestimmten Stadium vier, resp. acht lange gekrümmte Fäden, die mit ihren Enden weit auseinander liegen und nur in ihrer Mitte sich kreuzen, wodurch sie das Bild eines Seesterns hervorufen (Taf. II. Fig. 8 u. 10. Taf. I. Fig. 20—22). Erst im Verlauf der weiteren Entwicklung legen sich je vier Fäden, indem sie sich verkürzen, dichter aneinander. (Vergleichbare, wenn auch weniger deutliche Figuren bildet Carnoy vom Keimbläschen der Eier des Pferdespulwurms ab.) Diese Aufeinanderfolge der Stadien spricht deutlich dafür, dass das, was ich als chromatisches Element bezeichne, nicht erst später durch Spaltung entsteht, sondern schon ausserordentlich früh vorhanden ist.

Auf den ersten Blick muss dieses Ergebniss befremden, da die Anzahl der chromatischen Elemente verdoppelt erscheint im Vergleich mit den Theilungsprocessen aller andern Zellen von Ascaris megalocephala. Während sonst die Anzahl der Mutterschleifen bei der einen Art vier, bei der andern Art zwei beträgt, ist sie bei den Geschlechtsproducten dort auf acht, hier auf vier erhöht. Ein noch weiteres Zurückgehen auf die Entstehung der fadenförmigen Elemente kann uns hierfür allein die Erklärung liefern. Leider bereiten gerade diese Stadien der Untersuchung grosse Schwierigkeit, dass es mir nicht möglich gewesen ist, ein festes Urtheil zu gewinnen.

Wenn wir annehmen, dass die chromatische Substanz zuerst einen einfachen geschlängelten Faden bildet (Knäuelstadium), so sind von vorneherein drei Fälle denkbar, wie bei Ascaris megalocephala bivalens die in zwei Gruppen angeordneten acht chromatischen Elemente entstanden sein könnten.

Erstens könnte sich der Faden in acht gleich grosse Theilstücke getrennt haben. So denkt sich Carnoy für die Eizelle

den Vorgang. In diesem Falle würde die Anzahl der primären Segmente bei den Geschlechtsprodukten doppelt so gross sein, als bei der gewöhnlichen Theilung und eine andere tiefgreifende Abweichung würde noch darin bestehen, dass eine Längsspaltung der Fäden ganz ausgefallen ist. Ich glaube nicht, dass dies der wirkliche Hergang ist, vielmehr scheinen mir meine Beobachtungen auf zwei andere Möglichkeiten hinzuweisen.

Bei der Umordnung der chromatischen Substanz, wie sie in den Figuren 28—30 (Taf. II) abgebildet worden ist, sieht man stellenweise zwei durch einen feinen Spalt getrennte Fäden parallel verlaufen. Die Bilder sind nicht sehr klar, einmal weil das Fadenwerk an einer Stelle der Kernblase zu einem Knäuel zusammengedrängt ist, und zweitens weil der Faden nicht glatt, sondern mit Varicositäten besetzt und dazu noch bald dicker, bald feiner ist. Hält man aber die Bilder mit den Befunden zusammen, die Flemming von Samenzellen des Landsalamanders erhalten hat und die ihn veranlasst haben, eine Längsspaltung des Fadens schon auf dem Knäuelstadium anzunehmen, so wird auch hier eine Spaltung der Länge des Fadens nach zum mindesten für sehr wahrscheinlich gehalten werden müssen. Nur darüber bin ich mir unklar, ob sich der Faden nur einmal oder zweimal seiner Länge nach spaltet. Im ersteren Fall müsste der Faden, um acht chromatische Elemente zu liefern, sich der Quere nach in vier Stücke getheilt, im zweiten Fall nur halbirt haben.

Es liegt auf der Hand, dass die chromatischen Elemente, je nachdem sie auf diese oder jene Weise gebildet worden sind, einen verschiedenen morphologischen Werth erhalten.

Um uns hierüber ganz klar zu werden, will ich die Elemente, welche durch Quertheilung des Fadens hervorgegangen sind, primäre nennen, die durch einfache Längsspaltung entstandenen secundäre, und die durch doppelte Spaltung entstandenen tertiäre.

Nach der ersten der drei von mir erörterten Möglichkeiten, die ich, wie schon gesagt, nach meinen Beobachtungen für ausgeschlossen halte, birgt der Kern in der Vorbereitung zur Theilung nur acht primäre Elemente, die durch die zwei Theilungsprocesse auf vier Samenkörper vertheilt werden. Bei der zweiten Annahme haben wir es mit acht secundären Elementen zu thun,

die aus vier primären durch Längsspaltung hervorgegangen sind. Es würde dann nur eine geringe Abweichung von dem Theilungsprocess stattfinden, wie er sich sonst bei Ascaris megalocephala gestaltet. Der Kern würde die typische Vierzahl von chromatischen Elementen besitzen, nur dass diese schon auf einem früheren Stadium als gewöhnlich in die Tochtersegmente gespalten sind. Auffallend ist hierbei, dass wir nur zwei Gruppen von je vier Elementen antreffen, während wir nach der angenommenen Entstehungsgeschichte eher vier Gruppen von paarweise verbundenen Fäden erwarten sollten.

Bei der dritten Annahme sind die acht chromatischen Elemente tertiäre Gebilde, hervorgegangen aus zwei primären, die eine doppelte Längsspaltung erfahren haben. Aus dieser Entstehungsweise liesse sich die Anordnung zu zwei Gruppen erklären. Je vier zu einem Bündel vereinte Fäden sind Abkömmlinge eines primären Fadens. Nun habe ich auch zuweilen auf dem Stadium des Fadenknäuels Querschnittsbilder erhalten, die sich wohl für diese Ansicht verwerthen liessen. Ein optischer Querschnitt zeigte vier Körnchen, als ob der dickere Faden aus vier feineren zusammengesetzt sei. Wie aber schon gesagt, waren die Präparate nicht so klar und überzeugend, dass ich mich darüber bestimmt entscheiden könnte, ob die Spaltung eine einfache oder eine doppelte ist. Wenn eine doppelte Spaltung vorliegen sollte, dann würde wieder eine tiefere Abweichung vom gewöhnlichen Schema der Kerntheilung gegeben sein. Während sonst vier primäre Elemente durch Quertheilung aus dem Faden entstehen und sich einfach spalten, entstehen hier nur zwei, spalten sich dann aber doppelt. Die Anzahl der primären Segmente wäre also bei den Samenmutterzellen gleich am Eintritt in die neue Theilperiode auf die Hälfte herabgesetzt.

Es ist dies die Meinung von van Beneden und Boveri. In einer soeben erschienenen Schrift erörtert Boveri eingehender die uns hier beschäftigende Frage. Er lässt schon bei der Bildung der ersten Richtungsspindel im Ascarisei die Chromosomen in der reducirten Zahl zum Vorschein kommen und stellt als sicher und allgemein gültig den Satz hin, dass die Reduction spätestens im Keimbläschen erfolgen muss. Als wahrscheinlich bezeichnet er ferner den zweiten Satz, dass die Reduction auch nicht früher zu erfolgen scheint, da er die von van Beneden

für die Keimzone beschriebene Ausstossung von Kernschleifen nicht hat constatiren können. Er vermuthet, dass im Keimbläschen die Hälfte der Chromosomen durch Atrophie zu Grunde geht und hält für derartig degenerirte Gebilde zwei kleine, kuglige, intensiv färbbare Körperchen, welche im Keimbläschen neben den beiden viertheiligen, für die erste Richtungsspindel bestimmten Chromosomen vorgefunden worden und welche später auf eine ihm noch unbekannte Weise verschwinden.

Diese Vermuthung muss ich zurückweisen. Die kugligen Körperchen im Keimbläschen, die auch schon Carnoy beschrieben hat und die ich in Fig. 38, Taf. I abgebildet habe, gehen nicht aus dem Chromatingerüst des ruhenden Kerns hervor, sondern sind die in Auflösung begriffenen Kernkörperchen, die nucleoles plasmatiques von Carnoy; sie bestehen in chemischer Hinsicht nicht aus Nuclein, sondern aus Paranuclein. Beim Studium der Samenmutterzellen habe ich mich mit diesen Gebilden ausführlich beschäftigt; auch sonst werden sie in der Kernliteratur vielfach erwähnt (Strasburger, Paranucleolen), ohne dass es indessen gelungen wäre, ihre Rolle bei der Kerntheilung ganz klar zu stellen. Sie für degenerirte Chromosomen zu halten, liegt jedenfalls gar kein Grund vor.

Wie erklärt sich dann aber die Reduction der chromatischen Elemente auf die Hälfte der typischen Zahl? Entweder kann man zur Erklärung eine Ausstossung oder Rückbildung von Chromosomen in einer bisher noch nicht bekannt gewordenen Weise annehmen, wofür ich freilich auch nicht den geringsten Anhaltspunkt gefunden habe, oder man kann annehmen, was mir das richtige zu sein scheint, dass die Chromatinmasse des Kerns die gleiche wie sonst ist, dass sie aber in etwas abweichender Weise für den Theilungsprocess vorbereitet wird, dass die beiden chromatischen Fäden der Ei- und Samenmutterzellen dieselbe Chromatinmenge wie die vier primären Chromosomen bei der gewöhnlichen Kerntheilung enthalten und dass sie deswegen anstatt eine einfache eine doppelte Längsspaltung erfahren.

Wie man aus vorstehenden Betrachtungen ersehen haben wird, sind viele Möglichkeiten vorhanden, wie sich die Verhältnisse würden erklären lassen. Sache der Beobachtung ist es, unter diesen Möglichkeiten die richtige herauszufinden. Am

richtigen Object und mit geeigneten Methoden wird sich die Angelegenheit gewiss auf dem Wege der Beobachtung entscheiden lassen.

Mag man nun dieser oder jener Möglichkeit den Vorzug geben, jedenfalls sind die eigenthümlichen, vom gewöhnlichen Gang der Theilung abweichenden Verhältnisse für die beiderlei Geschlechtsprodukte genau vergleichbar, worauf es mir bei dieser Erörterung zunächst ankommt. Die Vergleichbarkeit wird im weiteren Verlaufe, wie ich für Ascaris megalocephala bivalens genauer durchführen will, noch deutlicher. In den Eiern wie in den Samenmutterzellen bildet sich eine Spindel mit acht chromatischen Elementen, die zu vier in zwei Gruppen angeordnet sind. Es kommt zu einer Theilung der Kernsubstanz in der Weise, dass jede Gruppe von vier Stäbchen sich in zwei Gruppen von zwei Stäbchen trennt, die nach den entgegengesetzten Polen der Spindel auseinander weichen. Während in dieser Hinsicht volle Gleichheit zwischen Ei- und Samenmutterzelle besteht, zeigt die Betheiligung des Zellenleibs am Theilungsvorgang grosse Unterschiede. Die Samenmutterzelle zerfällt in zwei gleich grosse Tochterzellen, die Eimutterzelle dagegen liefert zwei sehr ungleich grosse Theilungsprodukte, indem das eine fast die gesammte Dottermasse, das andere nur einen verschwindenden Bruchtheil derselben enthält und die erste Polzelle darstellt.

Darauf ist das weitere Verhalten der Kerne wieder absolut das gleiche! Es zeigt sich jetzt das in der Lehre von der Zelltheilung einzig dastehende Verhältniss, dass die Kernsubstanz nach der Theilung nicht in einen Ruhezustand eintritt, nicht die Bläschenform annimmt. In der Samentochterzelle sowohl wie in dem Ei und in der ersten Polzelle bleiben die vier chromatischen Elemente als solche unverändert erhalten und liefern das Material für eine zweite Theilung. Hier wie dort bildet sich aus dem Material der ersten direct eine zweite Spindel aus. Hier wie dort verlagern sich die vier chromatischen, jetzt paarweise verbundenen Elemente, indem sie sich um ihre Längsachse drehen, und ordnen sich in einer neuen Aequatorialebene an. Hier wie dort weichen die in einem Paar enthaltenen Elemente nach den Polen auseinander. Während bei der ersten Theilung jede Tochterzelle von den im ruhenden Kern schon vorgebildeten chromatischen Elementen deren vier erhalten hatte, erhält jetzt jede

Enkelzelle nur ihrer zwei. Denn im Laufe der ohne Ruhezustand sich folgenden zwei Theilungen hat ja eine Vermehrung der Kernsubstanz und eine Zunahme in der Zahl der Elemente auf dem Wege der Längsspaltung nicht stattgefunden. Infolge dessen ist die Anzahl der chromatischen Elemente durch die zweite Theilung auf die Hälfte der typischen Zahl herabgesetzt worden. Die Samenenkelzellen, das Ei und die Richtungskörper haben Kerne, die nur aus der Hälfte der Kernsubstanz und aus der halben Zahl chromatischer Elemente bestehen. Weismann und Platner haben für diese Art der Theilung den Namen Reductionstheilung vorgeschlagen. Zwischen beiderlei Geschlechtsprodukten herrscht also wieder eine fundamentale Uebereinstimmung in einem Vorgang, der in dieser Weise nirgends wieder vorkommt.

Dies berechtigt uns gewiss auch, die ganzen Theilprodukte, die aus dem so bemerkenswerthen Kerntheilungsprocess hervorgegangen sind, trotz der äusserlichen Verschiedenheit in ihrer Grösse, für vergleichbar und gleichwerthig zu halten. Der Samenmutterzelle entspricht, wie schon früher nachgewiesen wurde und ja auch sonst allgemein angenommen wird, das unreife Ei oder die Eimutterzelle. Eine jede liefert durch zwei aufeinander folgende Theilungen vier Enkelzellen mit je zwei chromatischen Elementen. Die vier Samenenkelzellen oder die vier Samenkörper entsprechen also bei den Nematoden dem reifen Ei und den Polzellen. Die Zahl der letzteren sollte eigentlich drei betragen. Die erst gebildete Polzelle müsste sich noch einmal theilen in derselben Weise, wie sich die Samentochterzelle theilt und wie das Ei nach Abschnürung der ersten Polzelle noch eine zweite liefert. Bei Ascaris scheint dieser Vorgang in der Regel zu unterbleiben, so dass von den beiden vorhandenen Richtungskörpern der erste einer Samentochterzelle mit vier chromatischen Elementen, die zweite einer Samenenkelzelle mit zwei Kernfäden verglichen werden muss. Das ist indessen nur eine nebensächliche Eigenthümlichkeit von Ascaris. Bei Coelenteraten und Mollusken, bei Würmern und Wirbelthieren gilt fast durchweg die Regel, dass die erst gebildete Polzelle sich noch einmal theilt wie die Eizelle, wenn sie die zweite Polzelle bildet, so dass die Zahl drei für die Polzellen im Thierreich die typische ist, die nur wenige Ausnahmen erfährt.

Wenn die bisher angestellten Vergleiche richtig sind, so

lässt sich noch weiter daraus folgern, dass die Polzellen die Bedeutung von rudimentären Eiern haben. Bei der Samenentwicklung werden alle Theilprodukte zu Samenkörpern, bei der Eientwicklung bemächtigt sich das eine Theilprodukt der gesammten Dottermasse auf Kosten der übrigen, welche in Folge dessen ihre Functionsfähigkeit verlieren.

Durch Vergleichung gelangen wir also zu folgenden allgemeinen Sätzen, die für das Verständniss der Ei- und Samenbildung von grundlegender Bedeutung sind und daher in präciser Fassung noch einmal zusammengestellt werden sollen.

1) Die Samenmutterzelle entspricht der Eimutterzelle oder dem unreifen Ei.

2) Während des länger dauernden Ruhezustandes des ansehnlichen bläschenförmigen Kerns der beiden Geschlechtsprodukte wird die Kernsubstanz gleich für zwei Zelltheilungen, die sich unmittelbar aufeinander folgen, in eigenartiger Weise vorbereitet.

3) Die im Keimbläschen und in dem Samenmutterkern vorbereitete Menge wirksamer Kernsubstanz ist gleich gross, wie in jedem andern Kern vor der Theilung. Eine Reduction durch Ausstossung oder Rückbildung hat nicht stattgefunden.

4) Während der zwei sich unmittelbar aufeinander folgenden Theilungen findet eine Vermehrung der Kernsubstanz nicht statt, da das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns ausfällt, und da die im Keimbläschen und Samenmutterkern vorbereiteten chromatischen Elemente während der zwei Theilprocesse weder an Masse zunehmen, noch sich der Länge nach spalten. Die aus dem zweiten Theilungsact hervorgehenden Endprodukte enthalten daher in Folge der zweimal eingetretenen Halbirung nur die Hälfte der Kernmasse, welche ein gewöhnlicher Kern nach der einfachen Theilung besitzt.

5) Die Anzahl der im Samenmutterkern und Keimbläschen vorbereiteten chromatischen Elemente ist bei Ascaris ebenso gross, wie bei einem gewöhnlichen Kerne in der Mitte des Theilungsprocesses, also die doppelte wie sie ein Kern in der Vorphase der Theilung zeigt. Der morphologische Werth dieser Elemente scheint aber ein anderer zu sein, in Folge einer vom normalen Verlauf abweichenden Entstehung. Während normaler Weise acht Tochterchromosomen durch einfache Längsspaltung von vier Fäden entstehen, scheinen sie hier durch doppelte Längs-

spaltung von nur zwei Fäden gebildet worden zu sein. Diese zwei Fäden enthalten aber dieselbe Substanzmenge, wie vier durch Quertheilung am Anfang der Karyokinese gebildete Fäden.

6) Da die Eimutterzelle und die Samenmutterzelle dieselben Kerntheilungsprocesse mit allen ihren von der Norm abweichenden Eigenthümlichkeiten in genau der gleichen Weise durchmachen, müssen die Theilprodukte auch denselben morphologischen Werth besitzen.

a) Den beiden Samentochterzellen entsprechen Ei- und erster Richtungskörper.

b) Den vier Samenenkelzellen (Samenkörpern) sind das reife Ei, der zweite Richtungskörper und die aus Theilung des ersten Richtungskörpers entstehenden zwei Kügelchen zu vergleichen.

c) Die Richtungskörper haben daher den morphologischen Werth rudimentärer Eizellen.

Im Anschluss an die Vergleichung der männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte von Ascaris megalocephala sollen jetzt noch zwei Punkte des Näheren erörtert werden:

1) Kommen ähnliche Vorgänge, wie die bei den Samenelementen von Ascaris beobachteten auch sonst noch im Thierreich vor?

2) Haben wir ein Recht, die bei der Bildung der Richtungskörper stattfindenden Processe als Zell- und Kerntheilung zu bezeichnen?

In Bezug auf den ersten Punkt liegen bis jetzt nur die wichtigen Untersuchungen von Flemming, von Platner und Carnoy vor.

Flemming hat die Samenbildung von Salamandra maculata untersucht und hier eine besondere Form der Theilung der Samenmutterzellen als heterotypische unterschieden. In den bläschenförmigen Kernen der Samenmutterzellen gehen aus der Knäuelform 12 primäre Chromosomen hervor, während die Zahl bei der Theilung der gewöhnlichen Zellen von Salamandra 24 beträgt. Noch im Knäuelstadium findet eine Längsspaltung der Fäden und eine vollständige Lostrennung der Spaltprodukte von einander statt „im Gegensatz zu der gewöhnlichen Mitose, bei welcher bekanntlich diese völlige Lostrennung erst im Stadium der Metakinese verläuft und die Halbfäden dann sofort nach verschiedenen

Seiten des Aequators separirt werden." Bei der Trennung verschmelzen die freien Enden von je zwei Schwesterfäden unter einander derart, dass sie zusammen eine geschlossene Schleife oder einen Ring bilden. Es erinnert dies an die Verhältnisse von Ascaris megalocephala, bei welcher allerdings die Verklebung der Tochterfäden in ihrer Mitte eintritt. Darauf lösen sich wieder die Schwesterfäden an den Verlöthungsstellen, weichen nach entgegengesetzten Richtungen auseinander und spalten sich jetzt noch einmal der Länge nach, so dass in der Nähe eines jeden Pols 24 paarweise verbundene Fäden liegen. Flemming bezeichnet diese zweite Spaltung der Fäden als einen sonderbaren und unerklärlichen Vorgang. Ich glaube, dass der bei Ascaris genau festgestellte Hergang den Schlüssel zum Verständniss liefert. Die zweite Längsspaltung der Fäden ist wahrscheinlich auch schon von früher vorbereitet und sie wird gegen Ende der ersten Theilung der Samenmutterzelle äusserlich sichtbar, weil an die erste Theilung sich unmittelbar eine zweite mit Ueberspringung des Ruhestadiums anschliesst. Flemming bemerkt zwar in seiner Arbeit von einem solchen Vorgang nichts; da aber bei Salamandra man auf ein Combiniren der einzelnen Stadien angewiesen ist, muss wohl diese Möglichkeit in das Auge gefasst und noch einmal geprüft werden. Einen Hinweis könnte man in der Bemerkung Flemmings finden, dass die Metakinese bei den Spermatocyten auffallend lange dauert. Ist meine Deutung richtig, so ist die Uebereinstimmung mit Ascaris eine grosse. Im bläschenförmigen Kern der Samenmutterzelle werden aus der Kernsubstanz anstatt 24 nur 12 primäre Fäden angelegt, diese aber werden ihrer Länge nach zweimal gespalten, zuerst in Tochterfäden, dann in Enkelfäden, sodass die Gesammtzahl schliesslich auf 48 anwächst. Die Spaltung in secundäre Fäden erfolgt wie bei Ascaris schon im bläschenförmigen Kern, während die Spaltung in tertiäre oder Enkelfäden in abweichender Weise erst am Ende des ersten Theilprocesses auftritt. Diese 48 Fäden werden durch eine zweimalige Zelltheilung ohne eingeschobenes Ruhestadium auf vier Samenzellen vertheilt, so dass jede zwölf, also die Hälfte der für Salamandra typischen Zahl von chromatischen Elementen erhält.

Wichtige Beobachtungen und daran angeknüpfte Schlussfolgerungen verdanken wir Platner, der die Samenbildung bei

Lepidopteren und Pulmonaten untersucht hat. Ich citire folgende Aussprüche desselben: „Die Spermatocyten entsprechen den Eiern. Die zwei Theilungen, welche sie noch eingehen, denen der beiden Richtungsspindeln. In beiden Fällen findet eine Reduction der chromatischen Substanz auf ein Viertel ihrer ursprünglichen Quantität statt, indem die zweite Theilung ohne eingeschaltetes Ruhestadium sofort an die vorhergehende sich anschliesst.“

„Bei der letzten Theilung der Spermatocyten findet eine Reduction der Chromosomen auf die Hälfte ihrer Zahl statt. Diese wird dadurch bewirkt, dass das Ruhestadium nach der vorhergehenden Theilung übersprungen wird. Genau der gleiche Process findet sich auch bei der Theilung der zweiten Richtungsspindel.“ Platner vergleicht daher die zweite Theilung der Spermatocyten der Theilung der zweiten Richtungsspindel, und die erste Theilung derselben der der ersten Richtungsspindel. Nach seiner Ansicht soll durch diese Vorgänge ein Halbkern gebildet werden, in welchem auch die Anzahl der chromatischen Elemente um die Hälfte vermindert ist.

Carnoy endlich hat ähnliche Beobachtungen wie Flemming bei seinen ausgedehnten Untersuchungen über die Samenbildung bei Arthropoden gemacht. Häufig fand er, dass die chromatischen Elemente, wenn sie an der Spindel in zwei Gruppen auseinandergewichen sind, sich der Länge nach in Tochterfäden spalten.

Derartige Beobachtungen deuten darauf hin, dass dem bei Ascaris beobachteten Process der Samenbildung wohl eine allgemeinere Verbreitung zukommt. Auch scheinen sie mir dafür zu sprechen, dass die Meinung, es seien die im bläschenförmigen Kern bei Ascaris megalocephala eingeschlossenen chromatischen Elemente durch doppelte Längsspaltung eines primären Fadens entstanden, das Rechte getroffen hat.

Auf die zweite der oben aufgeworfenen Fragen, ob wir mit Recht die Bildung der Richtungskörper als Kern- und Zelltheilung bezeichnen dürfen, muss ich noch näher eingehen angesichts der ganz entgegengesetzten, energisch festgehaltenen Auffassungsweise von Ed. van Beneden.

Van Beneden erklärt sich noch in seiner letzten Schrift über Ascaris megalocephala auf das bestimmteste für die im Jahre

1883 aufgestellte Lehre, dass die Richtungskörperchen keine Zellen sind und dass bei ihrer Bildung kein Korntheilungsprocess stattfinde. Als ausschlaggebend für diese Frage bezeichnet er folgende Thatsache: „Chaque fois qu'une cellule de l'Ascaris se divise, on constate dans la plaque équatoriale de la figure dicentrique l'existence de quatre anses chromatiques, et les noyaux dérivés se constituent aux dépens de quatre anses secondaires.

„La division karyokinétique n'a donc pas pour effet de réduire le nombre des éléments chromatiques du noyau, mais seulement de dédoubler ces éléments. Au contraire, la genèse des globules polaires a pour résultat de réduire de moitié le nombre des éléments chromatiques du noyau ovulaire. Le noyau ovulaire, après le rejet des globules polaires, n'est plus qu'un demi noyau.“ „Ce fait capital, établi, pour la première fois dans le mémoire sur la maturation de l'oeuf et la fécondation chez l'Ascaris, montre à l'évidence qu'il existe une difference radicale entre une division cellulaire et la formation des globules polaires.“

Diesem Standpunkt gegenüber hat schon Boveri die Vergleichspunkte festgestellt, welche es ihm unzweifelhaft erscheinen lassen, dass auch bei Ascaris die Bildung der Richtungskörper als eine typische karyokinetische Zelltheilung aufzufassen ist. Die von ihm schon aufgezählten Gründe (Seite 77) will ich nicht wiederholen, sondern nur ein Argument hinzufügen, welches sich aus dem Vergleich der Samenbildung mit der Bildung der Richtungskörper der Nematoden ergibt.

Ich habe oben im Einzelnen nachgewiesen, dass die Kernveränderungen, welche zur Entstehung der Samentochterzellen und darauf zur Entstehung der Samenenkelzellen führen, Punkt für Punkt den Kernveränderungen bei der Entstehung des ersten und darauf des zweiten Richtungskörpers auf das Genaueste entsprechen. Die Auffassung, die wir uns von dem einen Process bilden, muss daher mit gleichem Recht auch von dem anderen gelten. Und so erwächst die Frage: Geschieht die Bildung der Samenzellen aus der Samenmutterzelle auf dem Wege der typischen Zell- und Kerntheilung? Es wird wohl kaum Jemand diese Frage ernstlich zu verneinen wagen, trotz einiger erheblicher Abweichungen, die vom normalen Verlauf der Kerntheilung stattfinden und die ich hier in ihrem Werth beleuchten will.

Eine der hauptsächlichsten Abweichungen besteht darin,

dass bei der ersten Theilung die Längsspaltung der chromatischen Elemente nicht, wie es das Typische ist, auf dem Spindelstadium, sondern bereits schon im bläschenförmigen Kern erfolgt und dass in diesem die chromatischen Elemente nicht nur für die Tochter-, sondern auch für die Enkelzellen vorbereitet werden. Dass aber hier die Vorbereitung auf dem Wege der Längsspaltung einer fadenartig angeordneten chromatischen Substanz vor sich geht, glaube ich durch früher Gesagtes, wenn auch nicht sicher gestellt, so doch sehr wahrscheinlich gemacht zu haben. Schon Flemming hat dies Verhältniss bei der Samenbildung von Salamandra erörtert und dazu bemerkt: „In der Längsspaltung der chromatischen Fäden, welche nach meinen Erfahrungen schon in der Knäuelform vorhanden und vielleicht von vornherein in den Fäden präformirt ist, liegt das wesentliche Princip der Halbirung der Kernstructur und des darin enthaltenen Chromatins, behufs der gleichen Vertheilung dieser Substanzen auf die Tochterkerne; und zwar erfolgt diese Vertheilung in der Weise, dass je ein Halbfaden der Spaltung in je einen Tochterkern übergeht. In diesen wesentlichen Punkten stimmt nun sowohl die heterotypische, als die homöotypische Mitose der Spermatocyten vollkommen mit derjenigen bei anderen Zellenarten überein.“

Ich stehe in dieser Frage genau auf demselben Standpunkt wie Flemming und kann darin, dass die Vorbereitung der chromatischen Elemente zur Theilung schon im ruhenden Kern geschieht, nicht ein Moment erblicken, welches dem Wesen der Kerntheilung zuwider liefe. Auch geht ja dann auf dem Spindelstadium die Anordnung der chromatischen Elemente in zwei Gruppen genau nach dem typischen Schema der Kerntheilung vor sich und ebenso betheiligt sich der protoplasmatische Zellenleib daran in der üblichen Weise durch Strahlenbildung und Einschnürung.

Als eine zweite tief eingreifende Abweichung bezeichne ich das Ausfallen des Ruhestadiums zwischen der ersten und zweiten Theilung der Samenmutterzellen. Es hängt dies wohl damit zusammen, dass die Elemente für die zweite Theilung auch bereits im bläschenförmigen Kern der Samenmutterzelle vorgebildet worden sind, und ferner damit, dass für die Zwecke der Fortpflanzung eine Reduction der chromatischen Substanz auf das halbe Volum eines Normalkerns herbeigeführt werden soll. Daher musste,

was an anderer Stelle noch weiter beleuchtet werden soll, das Ruhestadium wegfallen, in welchem der aus der Theilung hervorgegangene Kern auf dem Wege der Ernährung seine Substanzmenge bis zum Eintritt der nächsten Theilung verdoppelt.

Nun gehört aber meiner Meinung nach zum Wesen der Kerntheilung nicht das Mengenverhältniss der Kernsubstanz, vielmehr kommt es nur auf die Art und Weise an, wie eine gegebene Kernmasse in zwei gleiche Hälften zerlegt und auf zwei Tochterzellen übertragen wird. Und in dieser Beziehung stimmt die Theilung der Polkörperchen, die Bildung von zwei neuen Systemen von Polstrahlungen, die Bildung einer zweiten Spindelfigur, die Anordnung der chromatischen Elemente und die Sonderung derselben in zwei Gruppen durchaus mit dem Schema der Kerntheilung überein. Dass eine Längsspaltung der chromatischen Elemente unterbleibt, ist schon daraus erklärt, dass sie im bläschenförmigen Kern der Samenmutterzelle vollzogen worden ist.

Was sollten schliesslich auch die Samenbildungszellen, die sich zu den Samenkörpern umwandeln, sein, wenn sie nicht den morphologischen Werth von Zellen besitzen sollten? Van Beneden ist in der uns beschäftigenden Frage mit sich selbst in Widerspruch gerathen. Während er auf der einen Seite die Vorgänge bei der Richtungskörperbildung nicht für Kern- und Zelltheilung erklärt wissen will, stellt er auf der anderen Seite den Satz auf, dass die zwei aufeinander folgenden Theilungen der Samenmutterzelle sich nach den Regeln der Karyokinese abspielen. „Nous constatons ici les trois faits fondamentaux caractéristiques de la division karyokinétique: accumulation de toute la chromatine nucléaire dans un cordon; segmentation transversale du cordon; division longitudinale des segments."

Da nun die Identität der Vorgänge bei der Bildung der Richtungskörper und der Samenkörper von mir Punkt für Punkt klar gelegt ist, so muss, was für das eine gilt, auch für das andere gelten. Zwar sind die Richtungskörper im Verhältniss zum Ei von verschwindender Kleinheit, während die durch Theilung der Samenmutterzelle entstandenen Samenbildungszellen unter einander gleich gross sind; aus diesem Grund aber den Richtungskörpern den morphologischen Werth von Zellen abzusprechen, ist ebenso wenig statthaft, als in anderen Fällen von Zellenknospung,

in denen die Theilprodukte häufig an Grösse ausserordentlich ungleich sind.

Zweiter Abschnitt.

Celluläre Streitfragen.

Die auf den vorhergehenden Seiten gewonnenen Resultate über die Ei- und Samenbildung der Nematoden veranlassen mich jetzt noch eine bestimmte Stellung zu nehmen zu Theorieen, welche über das Wesen der Fortpflanzung und Vererbung von mehreren Forschern aufgestellt worden sind und in denen die Richtungskörper eine ganz hervorragende Rolle erhalten haben.

Wenn ich von meiner kleinen Schrift über eine Theorie der Vererbung absehe, bin ich in meinen verschiedenen Abhandlungen, welche mehrere Seiten unseres Themas berührt haben, auf theoretische Auseinandersetzungen möglichst wenig eingegangen und habe mich darauf beschränkt, die jedesmal beobachteten Thatsachen zu beschreiben, zu deuten und möglichst scharf zu formuliren. Ich habe auch bisher keine Gelegenheit ergriffen, eine bestimmte Stellung zu Anschauungen zu nehmen, welche zu der von mir festgehaltenen Auffassung des Befruchtungsvorgangs, der Eireife und der Bildung der Richtungskörper in Gegensatz getreten sind. Wenn ich jetzt die bisher beobachtete Zurückhaltung aufgebe, so geschieht es, weil ich durch die vergleichende Untersuchung der Ei- und Samenbildung der Nematoden und durch experimentelle Studien eine Grundlage gewonnen zu haben glaube, auf welcher ich mit Aussicht auf Erfolg die Frage nach der Bedeutung einiger Vorgänge erörtern kann. Auch glaube ich zeigen zu können, dass eine Anzahl neuerer Theorieen, welche zur Erklärung der Zeugungserscheinungen im letzten Decennium aufgestellt worden sind, mit Thatsachen und mit Sätzen, die sich direct aus Thatsachenreihen herleiten lassen, in Widerspruch steht und keineswegs geeignet ist, eine befriedigende Lösung des Problems zu geben.

Ein Theil der neueren Theorien, welche ich im Auge habe, zeichnet sich, wenn sie auch im Einzelnen von einander abweichen, durch ein gemeinsames Merkmal aus, dass sie den Zellen männliche und weibliche Eigenschaften zuschreiben, dass sie bei

der Ei- und Samenreife Substanzen von geschlechtlich entgegengesetzten Eigenschaften ausgestossen und durch die Befruchtung wieder ersetzt werden lassen. Ich schlage daher für sie den schon von Waldeyer gebrauchten Namen der Ersatztheorieen vor. Da ich einen ganz entgegengesetzten Standpunkt einnehme und mich daher mit ihnen im Folgenden abzufinden habe, will ich zuerst eine kurze Skizze derselben dem Leser vorführen und will mich hierbei auf die wichtigsten Vertreter derselben beschränken, welche zwar im Princip übereinstimmen, im Einzelnen aber in ihren Anschauungen Modificationen darbieten. Ich nenne Sedgwick Minot und van Beneden.

a) Die Ersatztheorie von Sedgwick Minot.

In einer kurzen Skizze der vergleichenden Embryologie aus dem Jahre 1880 stellt Sedgwick Minot die Hypothese auf, dass die gewöhnlichen Zellen und ebenso die unreifen Geschlechtsprodukte hermaphrodit oder neutral sind und zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereinen, welche im reifen Ei und reifen Samenfaden nur einzeln getrennt vorhanden sind.

Das Ei, welches noch das Keimbläschen besitzt, ist hermaphrodit; erst wenn die beiden Richtungskörper gebildet worden, verliert es in diesen seine männlichen Eigenschaften, der Dotter mit dem Eikern ist rein weiblich (Thelyblast). Der entgegengesetzte Process geschieht bei der Samenbildung. Bei vielen Thieren entwickelt sich aus einer Samenmutterzelle durch oft wiederholte Theilung des Kerns eine Samencyste (Spermatocyste). Aus dem grössten Theil der Kerne und einem Theil des Protoplasma entstehen die Samenfäden, aus einem oder mehreren Kernen dagegen geht eine die Samenfäden umschliessende Hülle hervor, die Follikelhaut von La Valette. Minot deutet nun die Follikelzellen als den weiblichen Theil der Samencyste, von dem sich die Samenfäden als die rein männlichen Elemente (Arsenoblast) abgesondert haben. Er vergleicht mithin die Richtungskörper den Samenfäden, das reife Ei nach Absonderung der Richtungskörper den Follikelzellen der Spermatocyste. „If the above hypothesis is valid“, heisst es in der kleinen Abhandlung, „then there is a fundamental distinction between cells on the one hand, and the genoblasts (the sexual products) on the

other. Every genoblast contains only one sexual element, every cell contains both. When sexual reproduction occurs, a thelyblast from one source unites with an arsenoblast from another source — the tow by their fusion complete a perfect cell, which is called the impregnated ovum.“

b) Die Ersatztheorie von van Beneden.

Da van Beneden durch ausgedehnte Untersuchungen, welche sich gleichfalls auf die männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukte der Nematoden und den bei ihnen sich abspielenden Befruchtungsprocess beziehen, zur Aufstellung seiner Theorie veranlasst worden ist, bietet dieselbe für mich das grösste Interesse und verlangt die eingehendeste Berücksichtigung, da es sich um Deutung von Erscheinungen, welche der Beobachtung zugänglich sind, handelt.

Wie für Sedgwick Minot, sind auch für van Beneden die gewöhnlichen Gewebszellen und ihre Kerne bei Pflanzen und Thieren hermaphrodit oder zwitterig; sie enthalten zwei verschiedene Qualitäten, die in einem geschlechtlichen Gegensatz zu einander stehen, eine Eigenschaft, die sie mit den Protozoën und Protophyten theilen. Diesen Satz sucht van Beneden aus den Erscheinungen, welche er beim Befruchtungsprocess von Ascaris megalocephala beobachtet hat, zu begründen. Eikern und Samenkern liefern im befruchteten Ei je zwei Chromatinschleifen, welche sich während der ersten Furchung nachweisbar getrennt erhalten und in Tochterfäden spalten, die nach den entgegengesetzten Polen auseinander weichen. So empfängt denn jede Tochterzelle bei der Theilung zwei männliche und zwei weibliche Schleifen, die in das Gerüst des ruhenden Kerns eingehen. Hier sollen sie, nach der weiteren hypothetischen Annahme von van Beneden, getrennt bleiben, um bei jeder erneuten Theilung wieder selbständig mit ihren successiv entstehenden Spalthälften in Activität zu treten. Der Hermaphroditismus der Zelle beruht also darin, dass sie in ihrem Kern eine gleiche Anzahl männlicher und weiblicher Kernschleifen birgt.

Was für die Gewebszellen, gilt nach van Beneden auch für die Fortpflanzungszellen, so lange sie noch unreif sind; sie sind hermaphrodit in Folge ihrer ganzen Geschichte und insbe-

sondere in Folge ihrer Abstammung von gewöhnlichen Zellen. Ihren Geschlechtscharacter gewinnen sie erst, indem sie einen Reifeprocess durchmachen, wobei sich die Eier der männlichen und die Samenzellen der weiblichen Bestandtheile durch Ausstossung entledigen.

Beim Ei tritt diese Veränderung durch die Bildung der Richtungskörper ein, welche gewissermaassen die bei der Reife ausgestossenen männlichen Elemente des hermaphrodit angelegten Keimbläschens sind. Letzteres soll bei Ascaris meg. vier Chromatinschleifen enthalten, von denen die männlichen bei der Entwicklung der Richtungskörper ausgestossen werden, die weiblichen dagegen in den Eikern übergehen. Van Beneden bekämpft daher mit Entschiedenheit den zuerst von mir gelieferten Nachweis, dass bei der Entstehung der Richtungskörper ein Zell- und Kerntheilungsprocess stattfinde, er sieht bei den Nematoden im Gegensatz zu Boveri überall nur Abweichungen vom gewöhnlichen Schema der Kerntheilung und bezeichnet den Vorgang als Ausstossung, als eine Pseudocaryokinese. Daher sind die Richtungskörper auch keine Zellen, der eine wie der andere leiten sich ausschliesslich von Bestandtheilen des Keimbläschens her. Hierin ergiebt sich ein Unterschied zu der von Minot vertretenen Ersatztheorie, nach welcher die Richtungskörper männlichen Zellen und den Samenfäden vergleichbar sind.

Mit der Entfernung der männlichen Elemente, so lautet die Hypothese van Beneden's weiter, hat das Ei erst einen eingeschlechtlichen oder weiblichen Character erworben. Da ihr Kern nicht mehr einem gewöhnlichen hermaphroditen Kern gleichwerthig ist, sondern wegen seines eingeschlechtlichen Characters nur einem Halbkern entspricht, nennt ihn van Beneden einen Pronucleus und spricht ihm die Fähigkeit einer eigenen Vermehrung ab; auch in der Eizelle sieht er nicht mehr eine vollwerthige Zelle und hält für sie einen besonderen Namen für ebenso gerechtfertigt, wie für den Pronucleus und schlägt als solchen die Worte Gonocyte femelle vor; er definirt sie als einen durch Reduction hervorgegangenen Elementarorganismus, der, weil im Besitz nur eines Halbkerns, eigener Vermehrung unfähig sei.

Von diesem Gesichtspunkt aus besteht das Wesen der Befruchtung in einem Ersatz der aus dem Ei ausgestossenen männlichen Elemente durch gleich viel neue männliche Elemente,

welche durch den Samenfaden eingeführt werden. „La fécondation se constitue de deux ordres de phénomènes opposés: élimination et remplacement d'une part, décomposition et recomposition de l'autre.“ Das Ei, die Gonocyte femelle, wird erst dadurch wieder zu einer wahren theilfähigen Zelle.

In consequenter Weiterführung der bisher referirten Ideengänge muss die Samenzelle als das Gegenstück zum Ei ähnliche, nur entgegengesetzte Veränderungen durchmachen. Ursprünglich hermaphrodit angelegt muss sie sich im Lauf ihrer Entwicklung oder ihrer Reife der weiblichen Bestandtheile entledigen und dadurch gleichfalls eingeschlechtlich werden. Dies soll zu zwei verschiedenen Zeiten geschehen, einmal indem die Ursamenzellen zwei Kernschleifen ausstossen, welche den Richtungskörpern entsprechen und die Zwischenkörperchen „corpuscules résiduels“ liefern, und zweitens indem die Samenzellen noch zuletzt das Cytophor abscheiden. So ist denn auch der vom Samenkörper in das Ei eingeführte Kern nur ein Halbkern oder Pronucleus. Erst männlicher und weiblicher Pronucleus zusammen repräsentiren wieder einen gewöhnlichen Zellenkern, welcher allein die Fähigkeit zur Theilung besitzt. — Auch über die Parthenogenese spricht sich van Beneden aus und hält sie für erklärt, wenn sich bei ihr entweder keine Richtungskörper bilden würden oder wenn sie nach ihrer Bildung sich wieder mit der Eizelle vereinigen würden.

Ueber die Betheiligung des Zellprotoplasmas beim Befruchtungsprocess hat van Beneden seine Ansichten gewechselt. So lässt er in seinem Hauptwerk 1883 den Samenkörper ausser dem Kern auch Protoplasmatheile liefern und zum Ersatz von Substanzen dienen, welche das Ei z. B. als perivitelline Flüssigkeit ausgeschieden hat. „Rien n'autorise à affirmer que le rôle du protoplasme spermatique est secondaire dans la fécondation.“ In der letzten Arbeit wird eine derartige Betheiligung in Abrede gestellt und es als eine feststehende Thatsache bezeichnet, dass das Protoplasma des Samenkörpers degenerirt und am Aufbau der ersten Embryonalzelle nicht Theil nimmt, dass der Samenkern daher das einzige väterliche Erbtheil ist, welches durch die Befruchtung dem Ei überliefert wird.

Die von mir bei den Nematoden ermittelten Thatsachen sprechen sowohl gegen die Minot'sche, wie gegen die van Beneden'sche Fassung der Ersatztheorie.

Gegen Minot ist zu bemerken, dass bei der Samenbildung von Ascaris überhaupt alle Zellen, die aus der Ursamenzelle durch Theilung entstehen, zu Samenkörpern werden, dass Follikelzellen oder etwas Derartiges, was nach Minot's Hypothese den weiblichen Theil repräsentiren könnte, überhaupt gar nicht gebildet wird.

Die Ersatztheorie von v. Beneden befindet sich ebenso mit den Thatsachen in Widerstreit. Während des Processes der Samenbildung, der sich Schritt für Schritt in allen seinen Stadien wie bei keinem anderen Object verfolgen lässt, werden keine Kerntheile ausgestossen. Der Vergleich der Zwischenkörperchen mit den Richtungskörpern lässt sich nicht aufrecht erhalten. Die Absonderung des Cytophors, da er nicht aus chromatischer Substanz der Kernfäden besteht, kann nicht in Frage kommen. Am besten aber lässt sich an den Richtungskörpern zeigen, wie die Lehre von dem Hermaphroditismus des Kerns und von der Ausstossung weiblicher resp. männlicher Elemente nicht durchführbar ist. Nach van Beneden ist von den chromatischen Elementen des Kerns die Hälfte männlich, die Hälfte weiblich. Das Keimbläschen des Eies vor der Reife enthält nur acht Chromosomen, von denen demnach vier männlich, vier weiblich sein müssten. Die ersteren müssten nach v. Beneden in Form von Richtungskörpern ausgestossen werden.

Schon Carnoy hat gegen diese Hypothese den sehr richtigen Einwurf erhoben, dass mit den Richtungskörpern sechs chromatische Elemente entfernt und somit nur zwei im Ei zurückbehalten werden. Van Beneden müsste daher entweder annehmen, dass $^3/_4$ der chromatischen Substanz im Keimbläschen männlich und nur $^1/_4$ weiblich ist, was seiner Ausgangshypothese zuwider laufen würde, oder er müsste annehmen, dass durch die Richtungskörper auch die Hälfte der weiblichen Chromosomen mit entfernt würde.

Ein zweiter Einwurf ist, dass es sich bei der Bildung der Richtungskörper, wie schon früher nachgewiesen wurde, nicht um eine Ausstossung von Kerntheilen, sondern um Zelltheilungen oder richtiger um Zellknospungen handelt. Am meisten aber scheint mir folgende Beweisführung der Ersatzhypothese und der Lehre vom Hermaphroditismus des Zellkerns den Boden zu entziehen: Samenmutterzellen und unreife Eizellen sind homologe Gebilde. Die einen wie die anderen enthalten bei Ascaris megalo-

cephala bivalens acht chromatische Elemente. Wenn von diesen in dem Ei vier weiblich und vier männlich sind, so muss das Gleiche auch für die Samenmutterzelle gelten. Da nun hier die acht chromatischen Elemente durch zwei sich folgende Theilungen auf vier Samenkörper vertheilt werden, so ist hierdurch über allen Zweifel festgestellt, dass sie bei der Befruchtung alle in gleicher Weise wirken und dass daher eine Eintheilung in weibliche und männliche Elemente nicht statthaft ist. Wenn aber die acht chromatischen Elemente der Samenmutterzelle in keinem geschlechtlichen Gegensatz zu einander stehen, so kann dies auch bei den entsprechenden Elementen des Eies nicht der Fall sein. Mit anderen Worten: es giebt im Kern keine männlichen Chromosomen. Die Richtungskörper, weit entfernt die ausgestossenen männlichen Elemente des Eies zu sein, sind nichts anderes, als rudimentäre Eizellen. Denn das Ei und die drei Richtungskörper zusammengenommen haben denselben morphologischen Werth, wie die vier aus der Samenmutterzelle entstandenen Samenbildungszellen.

Von diesen Thatsachen abgesehen, sprechen gegen die Minot-Beneden'sche Ersatztheorie auch grosse theoretische Bedenken, die ich mit Strasburger, Hensen, Weismann, Waldeyer[4]) und Anderen theile. Es lässt sich gegen sie anführen, dass durch das Ei ebenso wohl die männlichen, als auch die weiblichen Eigenschaften der mütterlichen Vorfahrenlinien und umgekehrt durch den Samen auch weibliche Ahneneigenschaften überliefert werden. Nach der Ersatztheorie ist dies nicht möglich, da ja z. B. das Ei alle männlichen Bestandtheile, durch welche die männliche Vorfahrenlinie mit ihren Eigenschaften repräsentirt wäre, in den Richtungskörpern ausgestossen haben soll. Auch ist es nach ihr unerklärlich, dass bei den Bienen die unbefruchteten Eier gerade männliche und die befruchteten Eier weibliche Individuen liefern. Es zeigen eben die Kerne, indem sie die Eigenschaften sowohl der männlichen, als der weiblichen Vorfahrenlinien in sich vereinigen und übertragen, keine geschlechtliche Differenzirung; die Geschlechtlichkeit der Individuen hängt vielmehr von ganz anderen Verhältnissen untergeordneter Art ab, die mit dem eigentlichen Wesen der Befruchlung und Vererbung nichts zu schaffen haben, wie ich an einer späteren Stelle noch weiter ausführen werde.

Die van Beneden'sche Auffassungsweise findet ihren Ausdruck auch in der von ihm gebrauchten Terminologie. Für die von mir eingeführten Namen Eikern und Samenkern bedient er sich der Ausdrücke weiblicher und männlicher Vorkern oder Pronucleus. Er will damit ausdrücken, dass der Vorkern, den er auch Halbkern oder demi-noyau nennt, kein vollwerthiger Kern sei, da er nur die Hälfte der Eigenschaften und Bestandtheile eines solchen enthalte. Auch spricht er ihm die Fähigkeit der Theilung ab. Erst durch die Verbindung mit einem anderen Halbkern, der das ihm fehlende besitzt, werde er wieder zu einem Vollkern.

Da ich der van Beneden'schen Grundidee keine Berechtigung zuerkennen konnte, habe ich mich in meinen Schriften dieser Ausdrucksweise niemals bedient. Auch Strasburger hat sich schon dahin ausgesprochen, dass die Bezeichnung „Pronuclei" für die im Befruchtungsakt sich vereinigenden Zellkerne zu verwerfen sei, da es, wie das Beispiel der Phanerogamen lehre, durchaus nicht in dem Wesen des Befruchtungsaktes liege, dass die copulirenden Zellkerne unvollgiltige Zellkerne seien.

Nun ist es zwar eine Thatsache, dass zwischen gewöhnlichen Zellkernen einerseits und den Ei- oder Samenkernen andererseits ein Unterschied insofern besteht, als die letzteren nur halb so viel Kernmasse wie diese besitzen und nur aus halb so viel chromatischen Elementen hervorgegangen sind. Aber gehört denn zum Begriff des Kerns eine bestimmte Quantität chromatischer Substanz? Wie dürften wir dann die Keimbläschen der Eier, in denen die chromatische Kernsubstanz zuweilen eine so ausserordentliche Massenzunahme wie bei den Amphibien erfährt, oder wie dürften wir die Hauptkerne der Infusorien etc. noch Kerne nennen? Als Kern bezeichnen wir vielmehr schlechtweg ein Gebilde, das sich vom Protoplasma durch seine Struktur, durch characteristische, ihm allein eigenthümliche chemische Eigenschaften und durch besondere Functionen im Zellenleben auszeichnet.

In consequenter Ausbildung seiner Grundanschauung spricht van Beneden dem Samenkern und dem Eikern, weil sie nur Halbkerne seien, die Fähigkeit, sich selbständig durch Theilung zu vermehren, ab. Demgegenüber haben mein Bruder und ich

durch das Experiment gezeigt, dass die Geschlechtskerne, auch ohne sich vereinigt zu haben, die Fähigkeit, sich wie jeder andere Zellkern zu theilen, besitzen. Besonders schlagend beweist dies das von uns ausgeführte Experiment mit dem Samenkern:

Man kann durch kräftiges Schütteln die Eier von Seeigeln in kleine kernlose Stücke zerlegen, die sich abrunden und während längerer Zeit noch Lebensfähigkeit aufweisen. Die Stücke lassen sich durch Samen befruchten. Hierbei konnte regelmässig festgestellt werden, dass der Samenkern oder, was noch häufiger der Fall war, die in Mehrzahl eingedrungenen Samenkerne sich zu kleinen, typisch gebauten Kernspindeln umbildeten mit zwei Strahlungen an ihren Polen. Untersuchungen, die später in Triest noch fortgesetzt wurden, aber noch nicht veröffentlicht sind, lehrten uns weiter, dass die ihres eigenen Kernes beraubten Eifragmente sich unter dem Einfluss des Samenkerns allein furchen; dass der Samenkern sich in Tochterkerne theilt, die sich ihrerseits wieder durch indirekte Theilung vermehren. So zerfällt das Eifragment in einen Haufen von vielen, kleinen Embryonalzellen. Boveri hat diese Entdeckung nicht nur bestätigt, sondern auch weiter fortgeführt und ist hierbei zu dem wichtigen Ergebniss gelangt, dass sich aus einem grösseren kernlosen, einfach befruchteten Eifragment sogar eine Larve züchten lässt.

Angesichts dieser Thatsachen empfiehlt es sich gewiss den Namen Vorkern, da mit ihm die Vorstellung eines Halbkerns verknüpft ist, fallen zu lassen. Zur Bezeichnung Ei- und Samenkern hätte ich hinzuzufügen, dass die Annahme einer geschlechtlichen Differenz der Kerne in diesen Worten nicht ausgedrückt ist; denn Eikern bezeichnet nicht mehr und nicht minder als den Kern, der dem Ei angehört, und Samenkern den Kern, der vom Samenelement abstammt. Der eine ist der Träger der Erbmasse des weiblichen Organismus, der andere der Träger der Erbmasse des männlichen Organismus. Diese Auffassung schliesst nicht die andere Auffassung mit ein, dass Ei- und Samenkern selbst in einem geschlechtlichen Gegensatz zu einander stehen. —

Ausser der Minot-van Beneden'schen Hypothese ist noch ein beachtenswerther, sehr interessanter Versuch gemacht worden, die Entstehung der Richtungskörper mit dem Process der

Befruchtung und Vererbung in einen direkten Zusammenhang zu bringen. Es ist dies durch die vielbesprochene Keimplasmatheorie von Weismann geschehen, welcher zwar in einer ganz anderen Richtung als Ed. van Beneden eine Erklärung zu geben sucht, aber auch in einer Weise, gegen welche sich gewichtige Bedenken vorbringen lassen. Um die Bedeutung, welche Weismann den einzelnen Richtungskörpern zuspricht — denn den erst gebildeten erklärt er in einer anderen Weise, als den zweiten — richtig zu würdigen, muss ich in Kürze den ganzen Ideengang entwickeln, von welchem Weismann bei seinen Keimplasmaspeculationen geleitet wird. Ich muss hierbei etwas weiter ausholen, da die Keimplasmatheorie Weismann's verschiedene Entwicklungsstadien erkennen lässt.

Die Keimplasmatheorie von Weismann.

In mehreren Schriften: „Ueber Leben und Tod", „Ueber die Dauer des Lebens" etc. glaubt Weismann einen tiefgreifenden Gegensatz zwischen einzelligen und vielzelligen Organismen entdeckt zu haben. Die Einzelligen sind keinem natürlichen Tod unterworfen, sie sind vielmehr, da sie die Fähigkeit haben, sich durch Theilung unausgesetzt zu vermehren, unsterblich. Die vielzelligen Organismen dagegen müssen nach einer bestimmten Lebensdauer zerfallen, sie sind sterblich. Eine Ausnahme machen nur die Geschlechtszellen, welche, wie die einzelligen, das Vermögen unbeschränkter Vermehrung besitzen und daher wie diese unsterblich sind. Weismann wird so dazu geführt, auch einen Gegensatz aufzustellen zwischen „somatischen sterblichen Zellen" und zwischen unsterblichen Keimzellen eines vielzelligen Organismus. Letztere sollen nie aus somatischen Zellen hervorgehen, sondern direkt von der Eizelle abstammen.

In ähnlicher Weise hat sich Nussbaum ausgesprochen, welcher das gefurchte Ei sich frühzeitig in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art sondern lässt. Er hat den Satz aufgestellt, dass nach der Abspaltung der Geschlechtszellen aus dem Zellenmaterial des gefurchten Eies die Conti des Individuums und der Art völlig getrennt sind, dass die Geschlechtszellen an dem Aufbau der Gewebe des Individuums keinen Antheil haben, und dass aus dem Zellen-

material des Individuums keine einzige Ei- oder Samenzelle hervorgeht.

Von Nussbaum weicht Weismann aber in einem wesentlichen Punkt ab. Er legt kein Gewicht darauf, dass die Geschlechtszellen sich direkt als Zellen vom Ei, aus welchem das Individuum hervorgegangen ist, ableiten lassen. Denn bei den Hydroiden z. B. fand er eine solche Beziehung nicht nachweisbar; er denkt sich daher den Zusammenhang in der Weise, dass bei jeder Ontogenese ein Theil des Protoplasma, aus welchem die elterliche Eizelle besteht, beim Aufbau des kindlichen Organismus nicht verbraucht wird, sondern unverändert für die Keimzellen der folgenden Generation reservirt bleibt. Er nimmt daher nicht wie Nussbaum eine Continuität der Geschlechtszellen, sondern nur eine Continuität des Keimprotoplasma an, welches er sich gewissen Zellfolgen, die zu den Geschlechtszellen werden, beimischen lässt. Vom Keimprotoplasma aber unterscheidet er das Körperprotoplasma als Grundlage der sterblichen somatischen Zellen.

Eine veränderte Fassung gewann die Keimplasmatheorie im Jahre 1885, nachdem in zwei gleichzeitig und unabhängig von einander erschienenen Schriften von Strasburger und von mir aus dem Jahre 1884 der Gedankengang näher ausgeführt worden war, dass der Kern nicht nur die befruchtende Substanz enthalte, sondern, wie ich mich kurz ausdrückte, auch der Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden, also Vererbungssubstanz sei.

Weismann nimmt diesen Gedanken auf, modelt ihn aber im Sinne seiner ursprünglichen Keimplasmatheorie um. Nicht jede Kernsubstanz schlechtweg ist nach ihm Vererbungssubstanz, sondern nur ein bestimmter Theil derselben, welcher sich durch die ganze Entwicklung des Individuums hindurch in seiner Zusammensetzung unverändert erhält und wieder zum Ausgangspunkt für neue Entwicklungsreihen wird. Der grösste Theil der Kernsubstanz aber verharrt, wie Weismann des Weiteren durchzuführen versucht, nicht in diesem Zustand.

Daraus, dass die Zellschichten des Embryo von ganz verschiedener Natur werden und sich zu verschiedenen Organen und Geweben differenziren, macht Weismann den Rückschluss, dass auch die Kernsubstanz während des Entwicklungsprocesses ver-

schieden werde, dass sie sich in regelmässiger, gesetzmässiger Weise während der Ontogenese verändere, so dass schliesslich jede histologisch differenzirte Zelle auch ihr specifisches Kernplasma erhält. Nur der Kern des befruchteten Eies besteht Anfangs aus reinem Keimplasma. Mit dem Furchungsprocess aber beginnt eine Sonderung und Umwandlung desselben. So würden „bei der ersten Theilung die Kerne der beiden Furchungskugeln in der Weise verschieden werden, dass die eine nur die Vererbungstendenzen des Ektoderms, die andere die des Entoderms enthielte. Im weitern Verlauf würde das ektodermale Kernplasma sich sondern in das die erblichen Anlagen des Nervensystems enthaltende und in das die Anlagen der äussern Haut enthaltende Kernplasma. In ersterem würden sich wieder im Laufe weiterer Zell- und Kerntheilungen die Kernsubstanzen sondern, welche die Vererbungstendenzen der Sinnesorgane enthalten von denjenigen, welche die Vererbungstendenzen der Centralorgane enthalten u. s. f. bis zur Anlage aller einzelnen Organe und der Ausbildung der feinsten histologischen Differenzirungen."

Weismann nennt das vom ursprünglichen Keimplasma verschieden werdende Kernplasma das histogene, weil es den specifischen Character der Gewebe bestimmen soll. Er nimmt für das ursprüngliche Keimplasma die complicirteste Molecularstructur an, für das histogene Kernplasma der definitiven Gewebszellen, Muskel-, Nerven-, Sinnes-, Drüsenzellen einen relativ einfacheren Bau. Wenn im Laufe der Ontogenese Kernkeimplasma in histogenes Kernplasma umgebildet wird, muss die moleculare Structur desselben sich mehr und mehr vereinfachen in demselben Maasse, als es immer weniger verschiedene Entfaltungsmöglichkeiten in sich zu enthalten braucht.

In consequenter Ausführung des eben entwickelten Ideengangs sind nach Weismann nur Zellen, welche Kernkeimplasma besitzen, in der Lage, wieder einen ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, während Zellen mit histogenem Kernplasma, seien es Embryonalzellen, seien es Zellen des Ektoderms oder Entoderms, diese Fähigkeit eingebüsst haben, da sich Kernplasma von einfacherer Molecularstructur nicht wieder in solches von complicirterer Structur zurückverwandeln kann. Es muss daher, so wird weiter gefolgert, vom Keimplasma des Furchungskerns ein Theil unverändert während aller Kerntheilungsprocesse

erhalten bleiben, indem es der histogenen Kernsubstanz gewisser Zellfolgen beigemischt wird. Eier und Samenkörper entstehen nur dann, wenn Keimplasma auf gewisse Zellen vom Furchungskern her übertragen worden ist und über die histogene Kernsubstanz die Herrschaft gewinnt. In diesem Sinne verbessert nun Weismann einen früher von ihm aufgesellten Satz, dass die Keimzellen gleich den Einzelligen unsterblich seien. Dieser Ausspruch sei verbaliter und streng genommen nicht richtig, denn sie bergen nur den unsterblichen Theil des Organismus, das Keimplasma.

Die in Kürze entwickelten Ideengänge musste ich vorausschicken, da sich nur auf Grundlage derselben die Theorie verstehen lässt, welche Weismann über die Bedeutung der Richtungskörper aufgestellt hat. Er erblickt in den Eiern Zellen mit einem specifischen histologischen Gepräge, Zellen, welche in Folge dessen, wie oben entwickelt wurde, auch ein histogenes Kernplasma besitzen müssen, welches das Wachsthum des Eies beherrscht und daher auch ovogenes genannt wird. Ausser ihm muss aber im Keimbläschen noch echtes Keimplasma enthalten sein, da histogene Kernsubstanz in letzteres nicht wieder rückverwandelt werden kann. Bei der Reife der Eier findet eine Trennung der beiden Kernsubstanzen statt auf demselben Wege, auf welchem auch sonst bei der Entwicklung des Embryo differente Kernsubstanzen getrennt werden: durch Kern- und Zelltheilung. „Die Ausstossung der Richtungskörperchen ist nichts Anderes, als die Entfernung des ovogenen Kernplasmas aus der Eizelle.“ Im Eikern bleibt nur das wirkliche Keimplasma zurück.

Schon nach zwei Jahren hat diese Theorie über die Bedeutung der Richtungskörper durch ihren Urheber eine grosse Umgestaltung erfahren. Weismann machte die interessante und wichtige Entdeckung, dass bei parthenogenetischen Eiern der Daphniden nur ein einziger Richtungskörper gebildet wird, bei befruchtungsbedürftigen aber deren zwei. Dasselbe fand, unabhängig von ihm zu gleicher Zeit, Blochmann bei parthenogenetischen und bei befruchtungsbedürftigen Eiern von Aphis und später noch bei einigen anderen Arthropodeneiern. Weismann zog daraus den Schluss, dass der zweite Richtungskörper, der bei parthenogenetischen Eiern nicht entsteht, eine andere Bedeutung haben müsse, als der erste, welcher in jedem Fall gebildet wird. Sein Kern

könne nicht, wie er früher annahm, ovogene Kernsubstanz, sondern müsse echtes Keimplasma sein. Das gehe schon daraus hervor, dass durch die Theilung der zweiten Richtungsspindel die Masse desselben Kerns getheilt werde, der bei parthenogenetischer Entwicklung des Eies als Furchungskern functionirt haben würde. Durch die zweite Theilung werde also eine Reduction des Keimplasma erzielt und soviel von ihm entfernt, als nachher durch den Samenkern wieder eingeführt werde. Die Nothwendigkeit eines derartigen Reductionsvorgangs sucht Weismann durch folgende Art von Beweisführung darzulegen.

Bei jeder Befruchtung vereinigen sich zwei verschiedene Keim- oder Ahnenplasmen. Da dieselben auf die nächste Generation der Keimzellen unverändert übertragen werden, muss bei jeder neuen Befruchtung eine Verdoppelung der Zahl der Ahnenplasmen die Folge sein. Sind bei einer ersten Generation, die wir als Anfang nehmen wollen, nur zwei Ahnenplasmen vorhanden, so müssen bei einer zweiten schon vier, bei einer dritten acht und bei einer zehnten sogar schon 1024 verschiedene Ahnenplasmen in die Zusammensetzung des Keimplasma eingegangen sein, was Weismann durch ein Schema veranschaulicht hat. Da nun die Masse des Keimplasma in den auf einander folgenden Generationen immer die gleiche bleibt, so kann es jedesmal nur in halber Menge vererbt werden; „jeder der beiden bei der Befruchtung zusammenkommenden Complexe von Ahnenplasmen wird nur durch halb so viel Keimplasmaeinheiten vertreten sein, als in den elterlichen Keimzellen.“ Bei der raschen Zunahme der Zahl verschiedener Ahnenplasmen, die schon bei der zehnten Generation 1024 beträgt, muss bald der Punkt erreicht sein, von dem ab eine weitere Halbirung der Ahnenplasmen nicht möglich ist, weil eben Einheiten ihrem Begriff nach nicht mehr theilbar sind, oder mit andern Worten: es müssen die Keimzellen bald schon so viele verschiedene Ahnenplasmen enthalten, als sie überhaupt zu enthalten fähig sind.

So entsteht die Frage, wie die geschlechtliche Fortpflanzung noch vor sich gehen kann, ohne dass die Masse des Keimplasma, welches zu einer Zelle gehört, sich mit jeder neuen Generation verdoppelt. Nach Weismann soll dies dadurch verhütet werden, dass sowohl bei der Ei-, als auch bei der Samenzelle vor der

Befruchtung die Zahl der Ahnenplasmen jedesmal auf die Hälfte reducirt wird. Beim Ei geschehe dies durch die Bildung des zweiten Richtungskörpers. Während beim gewöhnlichen Kerntheilungsprocess die Schleifen ihrer Länge nach halbirt und ihre Spaltprodukte auf die beiden Tochterkerne vertheilt würden, sei hier der Hergang ein anderer: denn die ungespaltenen primären Schleifen trennen sich hier in zwei Gruppen.

Weismann unterscheidet hiernach zwei in ihrer physiologischen Wirkung verschiedene Arten der Kerntheilung, die gewöhnliche, durch welche sämmtliche Ahnenplasmen halbirt jedem der beiden Tochterkerne zugeführt werden, und eine zweite, bei der Bildung des zweiten Richtungskörpers eintretende Theilungsart, durch welche jeder Tochterkern nur die halbe Zahl der Ahnenplasmen des Mutterkerns erhält. Die erstere wird als Aequationstheilung, die zweite als Reductionstheilung bezeichnet.

Durch die Bildung des ersten Richtungskörpers soll das ovogene Kernplasma, durch den zweiten Richtungskörper die Hälfte des Keimplasma entfernt werden. Weismann hält die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduction der Ahnenplasmen so sicher begründet, „dass die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müssten, wenn sie in den von ihm so gedeuteten Thatsachen noch nicht enthalten sein sollten.“

Den Unterschied zwischen parthenogenetischer und geschlechtlicher Entwicklung fasst Weismann schliesslich dahin zusammen: „Parthenogenese tritt ein, wenn die ganze Summe der von den Eltern ererbten Ahnenkeimplasmen im Kern der Eizelle verharrt. Entwicklung durch Befruchtung aber bedingt, dass zuvor die Hälfte dieser Ahnenplasmen (im zweiten Richtungskörper) aus dem Ei ausgestossen werde, worauf dann die zurückgebliebene Hälfte im Akt der Copulation mit dem Spermakern sich wieder zu der ursprünglichen Zahl ergänzt. In beiden Fällen hängt der Eintritt der Embryogenese von dem Vorhandensein einer bestimmten, und zwar der gleichen Masse von Keimplasma ab.“ Dieses tritt in beiden Fällen in Thätigkeit, sobald der erste, auch bei Parthenogenese gebildete Richtungskörper das Ei vom ovogenen Kernplasma befreit hat.

Die Lehre Weismann's, dass durch den ersten Richtungs-

körper ovogenes, für die embryonale Weiterentwicklung schädliches Kernplasma entfernt werde, erweist sich durch die Thatsachen selbst als unhaltbar.

Wir haben gesehen, dass im Keimbläschen acht chromatische Elemente angelegt werden, die genau in derselben Weise entstehen, dieselbe Grösse und chemische Zusammensetzung zeigen. Nach Weismann sind diese chromatischen Elemente ihrer Natur nach verschieden; diejenigen, welche dem ersten Richtungskörper durch die erste Zelltheilung zugewiesen werden, sollen einen einfacheren molecularen Aufbau besitzen, aus sterblicher somatischer Substanz bestehen und nur fähig sein, bestimmte Vorgänge im Zellkörper zu beherrschen, ein anderer Theil aber soll echtes, unsterbliches Keimplasma von complicirterer Molecularstructur sein und die Anlagen für eine neue Embryonalentwicklung einschliessen.

Die von Weismann gegebenen Unterschiede entziehen sich jeder Wahrnehmung. Wenn von ihm angegeben werden sollte, welches von den acht Elementen im Keimbläschen nun diese oder jene Substanz besitzt, so würde er nicht in der Lage sein, diese Aufgabe zu lösen. Und ebenso kann er von keinem Kern und von keinem Gewebe sagen, was ist histogenes Kernplasma und was ist Kernkeimplasma. Es sind eben nicht aus Erfahrung und auf Grund von Beobachtungen gewonnene Begriffe, sondern sie sind auf dem Boden reiner Speculation gewachsen. Es ist nicht leicht, durch Thatsachen solche Speculationen zu widerlegen. Hier ist es zufälliger Weise möglich.

Die Samenmutterzelle schliesst, wie wir sehen, in ihrem bläschenförmigen Kern, genau wie das Keimbläschen des Eies, acht chromatische Elemente ein. Diese müssen alle in gleicher Weise aus Kernkeimplasma zusammengesetzt sein, da durch die folgenden zwei Theilungen je zwei auf je einen der vier Samenkörper, die aus der Samenmutterzelle entstehen, übertragen werden. Denn es wird wohl Niemand die Annahme machen wollen, dass von den Samenkörpern nur die Hälfte Keimplasma besitzt und somit als Befruchtungskörper wirken kann, die andere Hälfte aber das histogene Plasma erhalten hat und darum zur Befruchtung nicht dienen kann. Eine solche Annahme wäre übrigens, wenn sie Jemand einer Theorie zu Liebe machen wollte, wohl kaum zu widerlegen. Denn einmal sind die beiden Arten von Samenkörpern nicht zu unterscheiden, da die Unterschiede der

histogenen Substanz und des Kernkeimplasma sich der Wahrnehmung entziehen, und zweitens kommt nur ein kleiner Theil der überhaupt gebildeten Samenkörper zur Befruchtung, so dass es wirklich befruchtende und nicht zur Befruchtung gelangende Samenkörper giebt. Wie aber will Jemand durch das Experiment beweisen, dass von den Millionen der in einem Hoden gebildeten Samenkörper ein jeder befruchtet?

Man sieht an diesem Beispiel, wie leicht es ist, aus Annahmen ein System aufzubauen; wie es dagegen auf der anderen Seite schwer ist, Annahmen von Vorgängen, die ausserhalb des Bereichs der sinnlichen Wahrnehmung fallen, zu widerlegen.

Wir nehmen also an, was auch Niemand bestreiten wird, dass alle Samenkörper einander gleichwerthig sind und Kernkeimplasma führen. Nun haben wir früher durch Vergleichung festgestellt, dass die Richtungskörper in genau derselben Weise wie die Samentochter- und die Samenenkelzellen gebildet werden, und dass vier aus einer Mutterzelle entstandene Samenkörper dem Ei mit den drei Richtungskörpern entsprechen. Folglich schliessen wir, dass auch die Richtungskörper, der erste so gut wie der zweite, Kernkeimplasma führen und dass die Annahme, das erste Richtungskörperchen diene zur Entfernung von ovogener Kernsubstanz, keine Berechtigung hat.

Auf einen entsprechenden Gedankengang ist auch schon Platner geführt worden: „Ich möchte nur wissen“, bemerkt er in der bereits früher citirten Abhandlung, „was daraus werden sollte, wenn in die Kerne der einen Spermatocyte zweiter Ordnung nur das histogene, in die Kerne der anderen das Keimplasma übergehen wollte, wie es der Theorie Weismann's entsprechen würde.“

In einer soeben erschienenen Schrift: Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen, giebt Weismann die Möglichkeit zu, dass seine Deutung des ersten Richtungskörpers nicht die richtige sei, fügt aber hinzu, dass der Gedanke, welcher dieser Deutung zu Grunde liegt, die Unterscheidung von histogener Kernsubstanz und von Kernkeimplasma, heute gerechtfertigt erscheinen werde, und dass die Grundidee richtig sei. Es gehört diese Annahme zu jenen, von denen ich oben sagte, dass sie schwer zu widerlegen sind, weil sie sich auf Vorgänge beziehen, die ausserhalb der sinnlichen Wahrnehmung fallen.

Wir sind zur Zeit nicht in der Lage, uns eine Vorstellung darüber zu bilden, in welcher Weise und in wie weit durch den Kern Bau und Verrichtung des Protoplasma und seiner Produkte beeinflusst werden können und wie letztere wieder auf den Kern zurückwirken. Finden hier dynamische Wirkungen statt oder ist eine Aufnahme und Abgabe kleinster Theilchen (siehe de Vries) anzunehmen? Wir sehen von alledem nichts und wissen daher auch von alledem nichts. Und selbst da, wo Kern und Protoplasma durch sehr in die Augen fallende Structuren wie bei der Zelltheilung in Wechselverhältniss treten, gerathen wir in Verlegenheit, wenn wir von den Kräften, deren Ausdruck die Bilder sind, von der Theilung der Polkörperchen, von der Anordnung der Chromatinfäden im Knäuel- und Spindelstadium, von ihrer Spaltung, von der Strahlenbildung im Protoplasma, von der Spindelfigur etc. eine physikalische Erklärung geben wollen. Was für Aussicht hat da der Versuch einer Erklärung von Dingen, die wir nicht sehen?

Wenn in solchen Fällen trotzdem Annahmen gemacht werden, dann kann es nützlich sein zu zeigen, dass dieselben nicht nothwendig sind, wenn auch ihre Unrichtigkeit nicht dargethan werden kann, und dass manche andere Annahme die gleiche Berechtigung hat.

Weismann sagt, von dem Satz, dass die Kernsubstanz das Wesen einer Zelle bestimmt, ist eine einfach logische Consequenz die von ihm aufgestellte Hypothese eines histogenen Kernplasma und eines Kernkeimplasma. Aus der histologisch specialisirten Natur einer Zelle folge, dass sie auch ein dementsprechendes Kernplasma enthalte; ein histologisch specialisirtes Kernplasma könne aber nicht mehr Vererbungssubstanz sein. Weismann nimmt daher in Bezug auf den Gehalt ihres Kerns drei verschiedene Arten von Zellen an: solche, die nur histologisch specialisirtes Kernplasma, solche die nur Kernkeimplasma und solche, die beides in verschiedener Weise gemischt führen.

Gegen diese Schlussfolgerungen lassen sich, wie schon durch Kölliker mit Recht geschehen ist, mannichfache Einwände erheben. Es kann bemerkt werden, dass die Kerne in allen Geweben in ihrer Structur und chemischen Zusammensetzung sehr gleichartig beschaffen sind. Während eine histologische Differenzirung an den Elementartheilen in sehr verschiedenartiger und

sinnfälliger Weise in der Bildung der geformten Plasmaprodukte, Muskelfibrillen, Nervenfibrillen, Intercelluiarsubstanzen etc. zum Ausdruck kommt, ist eine solche an den Kernen und ihrem Inhalt nicht wahrzunehmen. Uns erscheinen jedenfalls die Kerne von einander nicht differenzirt. Es kann ferner bemerkt werden, dass die complicirten Phänomene der Kerntheilung gerade den Zweck zu haben scheinen, eine möglichst gleichartige Zerlegung der Kernsubstanz in zwei Hälften von gleichen Qualitäten herbeizuführen. Somit entbehrt die Annahme einer verschiedenen Differenzirung der Kerne jedenfalls einer thatsächlichen Unterlage. Da frägt es sich denn, ob der Satz, dass die Kernsubstanz das Wesen einer Zelle bestimmt, wirklich, wie Weismann behauptet, zu der einfach logischen Consequenz führt, dass, wenn zwei Zellen in verschiedener Weise histologisch differenzirt sind, sie auch zwei verschiedene Arten von Kernsubstanz besitzen müssten. Mir scheint dies durchaus nicht der Fall zu sein, und scheint sich mir eine Wechselbeziehung zwischen Kern und Zelle auch in ganz anderer Weise begreifen zu lassen.

Gehen wir von der Kernsubstanz der Eizelle und der Samenzelle aus, so muss dieselbe, wenn wir sie als den Inbegriff der väterlichen und der mütterlichen Erbmasse betrachten, jedenfalls eine ausserordentlich hohe Zusammensetzung besitzen; sie muss, um mich eines ganz allgemeinen Ausdrucks zu bedienen, aus vielen verschiedenartigen Anlagen bestehen. Man kann sich nun vorstellen, dass während der Embryonalentwicklung von den vielen möglichen Anlagen bald diese, bald jene in Wirksamkeit tritt und auf eine uns unverständliche Weise den Character der Zelle beeinflusst. Denn unverständlich in seinem Wesen bleibt uns wohl vorläufig jede Beeinflussung der Zelle durch den Kern, mögen wir nun mit de Vries die Annahme machen, dass verschiedene Pangene im Kern sich reichlicher vermehren und in den Zellenleib übertreten, oder mögen wir mit Nägeli besondere Micellreihen in Activität treten lassen, oder mögen wir den Vorgang uns in einer anderen Weise zurecht legen. Jedenfalls ist eine verschiedene Wirksamkeit der Kernsubstanz sehr wohl denkbar, ohne dass ihr Grundcharacter ein anderer würde und man genöthigt wäre, Kerne ganz verschiedener Art anzunehmen.

Ich will mich eines Bildes bedienen. Der Mensch ist ein

zusammengesetzter Körper mit unzähligen verschiedenen Anlagen. Von ihnen bildet das eine Individuum mehr diese, ein anderes mehr jene Anlagen aus und verrichtet dementsprechend verschiedene Leistungen. Hier wird Niemand behaupten, dass die Verschiedenheit der Leistungen eine wesentlich verschiedene Organisation der betreffenden Körper zur Voraussetzung habe. Vielmehr wissen wir, dass neben den zur Ausbildung vorzugsweise gelangten Anlagen noch andere Anlagen in mehr oder minder schlummerndem Zustand bestehen, die unter geeigneten Bedingungen zur Entfaltung gelangen können. So, denke ich mir, ist es auch mit den Anlagen der Fall, die in der Kernsubstanz des Eies vereint sind. Sie werden durch den Entwicklungsprocess nicht auseinandergerissen und auf die Kerne der Gewebe vertheilt, wie es Weismann annimmt, sondern es wird der ganze Complex der Anlagen auf dem Wege der Ernährung vervielfältigt und durch Theilung in gleichartige Complexe zerlegt, in denen dann je nach den Bedingungen bald diese, bald jene Anlage in Wirksamkeit tritt und in der Verschiedenheit der Gewebe und der Leistungen der Zelle uns wahrnehmbar wird. So habe ich mir bei Aufstellung meiner Vererbungstheorie gedacht, dass die Vererbungssubstanz in jeder Zelle wirksam sei.

An sich scheint mir diese Vorstellungsweise wohl ebenso gut berechtigt, als die von Weismann entwickelte. Dagegen scheinen sich mir die verschiedensten Erscheinungen der Zeugung viel besser mit ihr vereinbaren zu lassen, als es mit der Weismann'schen Hypothese der Fall ist.

Bei Pflanzen und ebenso auch bei niederen Thieren ist fast jeder kleinste Theil des Körpers im Stande, das Ganze aus sich zu reproduciren. Ein abgeschnittener und in's Wasser gestellter Weidenzweig entwickelt wurzelbildende Zellen an seinem unteren Ende, und so wird hier von Zellen, die im Plane des ursprünglichen Ganzen eine sehr abweichende Function zu erfüllen hatten, eine den neuen Bedingungen entsprechende Aufgabe übernommen, ein Beweis, dass die Anlage dazu in ihnen gegeben war. Und so können sich umgekehrt auch aus abgeschnittenen Wurzeln Laubsprosse entwickeln, die dann zu ihrer Zeit selbst männliche und weibliche Geschlechtsprodukte hervorbringen, so dass direkt aus Zellbestandtheilen einer Wurzel Geschlechtszellen abstammen, die als solche wieder zur Reproduktion des Ganzen dienen.

Bei Coelenteraten, Würmern und Tunicaten ist das Reproduktionsvermögen ein ähnliches. Kann doch fast an jeder Stelle des Körpers eine Knospe entstehen und können abgelöste kleine Theile sich wieder zum Ganzen ergänzen.

Die Botaniker hängen zum grössten Theil der Lehre an, die kürzlich noch de Vries gegen Weismann vertheidigt und in den Satz zusammengefasst hat, dass alle oder doch weitaus die meisten Zellen des Pflanzenkörpers die sämmtlichen erblichen Eigenschaften der Art im latenten Zustand enthalten. Ich darf hinzufügen, dass auch Thierphysiologen und Anatomen, die sich in das Wesen der Zeugung einzudringen bemüht haben, zu demselben Ergebniss gelangt sind, und zwar schon zu einer Zeit, wo die Zellentheorie in ihren ersten Anfängen stand. Joh. Müller hat sich schon in sehr klarer Weise darüber in seinem Lehrbuch der Physiologie ausgesprochen. „Wenn blosse Stücke einer Planarie, einer Hydra und bei letzterer sehr kleine Stücke die Kraft zur Bildung eines Individuums enthalten, so ruht diese Kraft offenbar in einer Masse von Theilchen, welche, so lange sie mit dem Stamm verbunden waren, speciellen Functionen des ganzen Thieres dienten und seinen Willenseinfluss erfuhren. In diesen Stücken werden Muskelfasern, Nervenfasern u. s. w. sein. Eine klare Vorstellung dieser Thatsache führt zu dem Schluss, dass ein Haufen thierischer Gewebe von verschiedenen physiologischen Eigenschaften von einer Kraft beseelt sein kann, welche von den specifischen Eigenschaften der einzelnen Gewebe ganz verschieden ist. Die Eigenschaften der Gewebe in einem abgeschnittenen Stück Hydra z. B. sind Zusammenziehungskraft der Muskelfasern, Wirkung der Nervenfasern auf die Muskelfasern u. s. w. Diese Eigenschaften hängen von der Structur und dem Zustande der Materie in diesen Theilchen ab. Jene Grundkraft hingegen ist identisch mit der, welche den ganzen Polypen erzeugt hat, wovon das Stück abgeschnitten wurde."

In seiner Kritik der Weismann'schen Theorie bekennt sich auch Kölliker zu der Anschauung, „dass das im Kerne der befruchteten Eizelle befindliche Idioplasma im Laufe der Entwicklung wohl an Masse zunimmt, aber seiner inneren Structur nach

unverändert in die Kerne aller Zellen übergeht, die sich an der Formbildung des Embryo betheiligen."

Man kann hier nun einwerfen, dass eine Epidermiszelle, eine Knorpel-, Muskel- oder Darmzelle bei den Wirbelthieren doch unter keinen Bedingungen im Stande sei, das Ganze zu reproduciren und in Folge dessen auch kein Keimplasma enthalten könne. So gewiss das erstere ist, so wenig nothwendig scheint mir das letztere zu sein. Denn um den ganzen Organismus zu reproduciren, genügt nicht das blosse Vorhandensein von Keimplasma, sondern dieses muss selbstverständlicher Weise sich auch unter geeigneten Entwicklungsbedingungen befinden. Auch hierzu findet sich ein Passus in Müller's Physiologie: „Wie kommt es denn", wirft er sich ein, „dass gewisse Zellen der organischen Körper, den anderen und der ersten Keimzelle gleich, doch nichts erzeugen können, als ihres Gleichen, d. h. Zellen, aber keineswegs der Keim zu einem ganzen Organismus werden können? wie die Hornzellen zwar neben sich durch Aneignung der Materie neue Hornzellen, die Knorpelzellen neue Knorpelzellen in sich bilden, aber keine Embryonen oder Knospen werden können?" „Dieses kann davon abhängen, dass diese Zellen, wenngleich die Kraft zur Bildung des Ganzen enthaltend, doch durch eine specielle Metamorphose ihrer Substanz in Horn und dergleichen eine solche Hemmung erfahren haben, dass sie sowohl bald ihre Keimkraft am Stammorganismus verlieren und todt geworden sich abschuppen, als auch, vom Stamm des Ganzen getrennt, nicht wieder Ganzes werden können."

Mit allgemeinen Worten ausgedrückt: Aus dem Nichteintreten einer Entwicklung darf man nicht auf das Fehlen einer entwicklungsfähigen Substanz schliessen. Enthalten nicht die jungen Ei- und Samenzellen im Eierstock und Hoden eines neugeborenen Säugethiers Keimsubstanz? Trotzdem können nie und nimmer aus den Keimen eines solchen Eierstocks Organismen entstehen. Wir sagen, sie sind unreif und meinen damit, dass die Bedingungen, unter denen sie sich zu entwickeln vermögen, noch nicht erfüllt sind. Im Uebrigen aber habe ich von meinem Standpunkte aus auch nichts dagegen einzuwenden, wenn man mit Kölliker annimmt, dass „in manchen Zellen das Kernplasma später Rückbildungen erleiden und schliesslich selbst vollkommen zu Grunde

gehen kann", wie dies wohl unzweifelhaft in verhornten Epidermisschüppchen der Fall ist.

Als ich den Kern wegen seines Verhaltens beim Befruchtungsprocess als den Träger der Vererbungssubstanzen erklärte, sah ich einen grossen Vorzug dieser Theorie gerade darin, dass der Kern eine Substanz ist, die in derselben Form und Beschaffenheit in jeder Zelle wiederkehrt, eine Substanz, die den gröberen Vorgängen des Stoffwechsels durch ihren Einschluss in ein besonderes Bläschen mehr entzogen ist, eine Substanz, die durch einen complicirten Theilungsprocess, wie es scheint, in gleicher Menge von der Mutterzelle auf die Tochterzellen ausgetheilt wird und keine Differenzirung eingeht. Wie Nägeli sein hypothetisches Idioplasma durch den ganzen Körper als Gerüstwerk verbreitet sein lässt, so erhält nach meiner Theorie auch jede Zelle des Körpers als Abkömmling des Eies Erbmasse in ihrem Kern, während die specifischen Leistungen an die Entwicklung der Plasmaprodukte gebunden sind. Durch den Besitz dieser Erbmasse trägt jede Zelle die Möglichkeit in sich, unter geeigneten Bedingungen aus sich das Ganze zu reproduciren. Daraus lässt sich eine Fülle von Erscheinungen der Zeugung und Regeneration erklären.

Weismann hat diesen Vorzug beseitigt, indem er die von Strasburger und mir unabhängig und in etwas verschiedener Weise begründete Vererbungstheorie kurze Zeit nach ihrer Veröffentlichung auf seine Keimplasmatheorie übertragen hat, die von ganz anderen Gesichtspunkten aus (Reflexionen über die Unsterblichkeit der Infusorien und Fortpflanzungszellen) entstanden ist.

Auch gegen diesen Ausgangspunkt der Weismann'schen Speculationen muss ich mich ablehnend verhalten und den von ihm gelehrten principiellen „tieferen Gegensatz zwischen den somatischen Zellen oder den Gewebszellen einerseits und den Eizellen und Samenzellen andererseits" mit Kölliker in Abrede stellen. Indem ich den erst von Weismann eingeführten Unterschied zwischen zwei ihrem Wesen und ihrer Wirksamkeit nach verschiedenen Arten von Kernsubstanz, von unsterblichem Kernkeimplasma und sterblicher histogener Substanz nicht anerkennen kann, schwindet auch für mich der von Weismann und von

Nussbaum so schroff aufgestellte Gegensatz zwischen sterblichen somatischen Zellen und den unsterblichen Fortpflanzungszellen. Denn einerseits erscheinen auch die Fortpflanzungszellen als nach einer bestimmten Richtung differenzirte Elementartheile, andererseits besitzen auch die zu anderen Zwecken des Lebens histologisch differenzirten Gewebszellen bei Pflanzen und niederen Thieren das Vermögen, entweder Theile des Körpers (Erscheinungen der Regeneration) oder sogar wie Fortpflanzungskörper den ganzen Organismus wieder zu erzeugen. Den Begriff „sterblich" und „unsterblich" aber finde ich hier auch noch in anderer Beziehung wenig angebracht und seine Anwendung nicht empfehlenswerth.

Der Befruchtungsprocess.

Durch die Entdeckung der Befruchtungserscheinungen an den Eiern der Echinodermen wurde ich veranlasst den allgemeinen Satz aufzustellen, dass bei der Befruchtung allein die Kernsubstanz eine Rolle spiele, und dass die Befruchtung auf der Copulation oder Verschmelzung eines weiblichen Eikerns mit einem männlichen Samenkern beruhe und dass beide zusammen den Furchungs- oder Theilkern liefern. Später ergänzte ich diesen Satz dahin, dass die in dem Ei- und Samenkern enthaltene Substanz zugleich auch der Träger der Eigenschaften, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden, oder kürzer gesagt, die mütterliche und väterliche Erbmasse sei.

In den Augen mancher Forscher scheint diese Theorie durch Verhältnisse, die Ed. v. Beneden zuerst am Ei von Ascaris entdeckt hat, eine tiefgreifende Umgestaltung erfahren zu haben, wenn nicht gar in ihrem Wesen erschüttert worden zu sein. Van Beneden selbst erklärt durch seine Beobachtungen zu einer von der meinigen wesentlich verschiedenen Befruchtungstheorie geführt worden zu sein. Auch Kultschitzky findet durch van Beneden's Entdeckung „die Hertwig'sche Theorie stark erschüttert, nach welcher als Befruchtungsprocess die Verschmelzung zweier Pronuclei und die Bildung eines sogenannten Furchungskerns verstanden werden muss" und äussert sich des Weiteren dahin, dass „eine Verschmelzung der Pronuclei, wenn sie überhaupt existirt, sicher nicht zum Befruchtungsvorgang gehört."

Ich kann diesen Urtheilen nicht beistimmen. Wenn zwischen

van Beneden's und meiner Befruchtungstheorie auch erhebliche Verschiedenheiten bestehen, so betreffen dieselben doch nicht das Verhältniss, welches man häufig in den Vordergrund gestellt findet. Ich will zuerst die Punkte hervorheben, in denen ich keinen Gegensatz erblicke, dann auf die wirklich bestehenden Verschiedenheiten eingehen.

Gleich mir ist auch van Beneden in seiner Darstellung des Befruchtungsprocesses jetzt der Ansicht, dass der Samenkern das einzige Element ist, welches vom Vater auf die Eizelle als wirksamer Bestandtheil übergeht, dass das Wesen der Befruchtung in dem Wechselverhältniss besteht, in das Eikern und Samenkern in der Eizelle zu einander treten, dass die aus dem Furchungsprocess hervorgehenden Kerne zur Hälfte ihre Substanz vom Eikern, zur Hälfte vom Samenkern beziehen, dass diese Substanzen die väterliche und mütterliche Erbmasse herstellen. Alle diese Sätze sind in meiner Befruchtungstheorie enthalten.

Nun hat man hervorgehoben, dass mütterlicher und väterlicher Kern bei Ascaris sich nicht zu einer Kernblase vereinigen, sondern im bläschenförmigen Zustand getrennt bleiben, dass man daher doch nicht von einer Verschmelzung zweier Kerne reden könne und dass dadurch die Conjugationstheorie erschüttert sei! Hierauf hätte ich zu erwidern: Wenn zwei Kerne nicht zu einem verschmelzen, so müssen sie getrennt bleiben; ein Drittes giebt es nicht. Wenn zwei getrennte Kerne sich theilen, so müssen es vier werden, so müssen zwei Eikerne und zwei Samenkerne entstehen u. s. w. Da nun doch letzteres auch bei Ascaris nicht der Fall ist, wie kann man da behaupten, dass die Vereinigung des Ei- und Samenkerns ausbliebe? Thatsächlich handelt es sich hier, wie schon Strasburger geltend gemacht hat, um Differenzen, welche die oben gegebene Definition des Befruchtungsvorgangs gar nicht berühren. Anstatt im bläschenförmigen Zustand tritt die Vereinigung der beiden Kerne nur etwas später ein, indem sie zusammen die erste Furchungsspindel liefern und so in die beiden Tochterkerne übergehen, deren Substanzmasse zur Hälfte vom Eikern, zur Hälfte vom Samenkern abstammt. Im Uebrigen nimmt auch van Beneden thatsächlich die Verschmelzungstheorie an, wenn er die beiden Vorkerne nur als Halbkerne deutet, ihnen das Vermögen eigener Theilung abspricht und erst beide zusammen sich zu einem Vollkern ergänzen lässt.

Indessen bleiben doch bei Ascaris, so kann man mir weiter einwerfen, die vom Samenkern und die vom Eikern abstammenden chromatischen Elemente getrennt. Auch hierin sehe ich keinen Einwurf gegen die Verschmelzungstheorie der Kerne. Denn chromatisches Element und Kern sind nicht Begriffe, die sich decken. Der Kern besteht nicht nur aus einer Vielheit chromatischer Elemente, sondern auch aus Kernsaft, achromatischem Kerngerüst, Nucleolus, Kernmembran. Die Verschmelzung zweier Kerne schliesst also nicht das Selbständigbleiben ihrer chromatischen Elemente aus. Daher steht die Entdeckung van Benedens, dass sich männliche und weibliche Kernschleifen bilden, dass diese sich spalten und ihre Spalthälften sich gleichmässig auf die beiden Tochterkerne vertheilen, zu den oben angeführten Hauptsätzen meiner Befruchtungstheorie in keiner Weise in Widerspruch, wohl aber hat sie einen bedeutungsvollen Fortschritt herbeigeführt, sie hat uns in das Verhalten der chromatischen Substanz beim Befruchtungsprocess einen tieferen Einblick gewährt, und ich selbst habe die wichtige Entdeckung van Benedens gleich als einen weiteren schlagenden Beweis für die Aequivalenz der väterlichen und der mütterlichen Erbmasse benutzt. So habe ich denn auch jetzt durchaus kein Bedenken dagegen, dass möglicher Weise überall beim Befruchtungsvorgang Ei- und Samenkern, auch wenn sie wie bei den Echinodermen und bei den Phanerogamen schon im bläschenförmigen Zustand verschmelzen, in ihren Chromosomen in der ersten Furchungszelle getrennt bleiben. Die vortrefflichen Untersuchungen von Boveri, die sich über zahlreiche Objekte erstrecken, scheinen mir dies sogar sehr wahrscheinlich zu machen. Auch habe ich selbst vor einigen Jahren bei den Echinodermen beobachtet und beschrieben, wie sich nach der Verschmelzung im Furchungskern die chromatische Substanz des Samenkerns noch längere Zeit als eine zusammenhängende Masse nachweisen lässt.

Gleichwohl bestehen zwischen van Beneden und mir auch erhebliche Differenzen, die sich vornehmlich auf zwei Punkte beziehen.

1) Van Beneden bezeichnet Ei- und Samenkern als Halbkerne, die aus den hermaphroditen Kernen ihrer Mutterzellen dadurch entstanden sind, dass im einen Fall die männlichen, im anderen Fall die weiblichen Bestandtheile ausgestossen wurden.

Die Bedeutung der Befruchtung erblickt er nun darin, dass die ausgestossenen männlichen Kernelemente des Eies durch den eindringenden Samenkörper ersetzt werden, wodurch es wieder zur Entstehung eines hermaphroditen Vollkernes kommt. Waldeyer hat im Hinblick auf diese Annahme die Auffassung van Beneden's als nucleare Ersatztheorie bezeichnet und ihr meine „Verschmelzungstheorie“ gegenübergestellt. Schon bei Besprechung der Richtungskörper habe ich nachzuweisen versucht, dass eine Ausstossung von Kerntheilen gar nicht stattfindet, dass man folglich auch nicht von einem Ersatz reden kann, dass ferner Ei- und Samenkern voll- und gleichwerthige Kerne sind.

Der zweite Punkt betrifft das Verhalten der chromatischen Elemente während und nach der Befruchtung. In der mit meinem Bruder herausgegebenen Schrift über den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien findet sich die Bemerkung, dass nur dann, wenn sich die Substanzen von Ei- und Samenkern ganz durchdringen, Kerne entstehen, welche mit allen für die Entwickelung nöthigen Lebenseigenschaften ausgerüstet sind. Ich gestehe ein, dass dieser Satz in dieser Form für die ersten Theilstadien des Furchungskernes nicht zutrifft, indem ja durch van Beneden der sichere Nachweis erbracht ist, dass bei Ascaris Eikern und Samenkern je 2 selbständige chromatische Elemente liefern, von einem Durchdringen der Substanzen der beiden Kerne bei der ersten Furchungszelle daher keine Rede sein kann. Für andere Fälle ist durch Boveri ein Gleiches dargethan worden.

Wenn ich so auf der einen Seite meine Ausdrucksweise berichtige, glaube ich sie auf der anderen Seite in Bezug auf den weiteren Verlauf doch nicht ganz fallen lassen zu sollen. Ich habe Bedenken der von E. van Beneden geäusserten Vermuthung zuzustimmen, dass die väterlichen und die mütterlichen Kernschleifen, da sie bei dem ersten Theilact getrennt sind, sich auch in allen weiter entstehenden Kernen gesondert erhalten. Nach dieser Lehre müssten die Kernfäden selbständige morphologische Individualitäten des Kerns sein, die sich durch Längsspaltung von einem Kern auf den andern forterben. Die nucleare Ersatztheorie scheint mir allerdings einer solchen Annahme zu ihrer Ergänzung zu bedürfen. Wie ich erstere verwerfen muss, so kann ich mich auch weder von der Nothwendigkeit, noch von

der Wahrscheinlichkeit dieser zweiten Lehre überzeugen, welche ich als die Individualitätshypothese der Chromosomen bezeichnen will.

Die Individualitätshypothese der Chromosomen.

Die Lehre, dass die bei der Kerntheilung auftretenden chromatischen Elemente morphologische Individualitäten sind, ist wichtig genug, um sie an dieser Stelle eingehender zu erörtern. Sie ist von van Beneden und Rabl zuerst begründet, am energischsten aber von Boveri aufgegriffen und weiter verfolgt worden.

Van Beneden hat durch Beobachtung festzustellen versucht, ob bei Ascaris die bei der zweiten und dritten Theilung des Eies auftretenden Kernschleifen sich direct von den Kernschleifen der beiden ersten Tochterzellen ableiten lassen. Das Ergebniss ist ein für die Hypothese nicht gerade günstiges gewesen. Aus seinen Beobachtungen schliesst van Beneden, dass die Substanz, die in einer an dem Aufbau des Kerns betheiligten Schleife vereinigt war, bei der folgenden Theilung sich am Tochterkern auf zwei Schleifen vertheilt findet. „Si nous désignons", heisst es bei van Beneden „par a, b, c, d les quatre anses d'un dyaster, le noyau au repos, formé aux dépens de ces anses, peut être représenté par le formule ab, cd. Si nous appelons m, n, p, q les anses chromatiques qui se formeront aux dépens de ce noyau au moment de la division subséquente, m n'est pas égal à a, n à b, p à c et q à d, mais m = $^1/_2$ ab, n = $^1/_2$ ab, p = $^1/_2$ cd, q = $^1/_2$ cd."

Wenn die Verhältnisse wirklich so liegen, wie es van Beneden hier beschreibt, dann wäre der Beweis erbracht, dass den Kernschleifen keine morphologische Individualität zukommt, da sie sich nach jeder Theilung aus anderen Substanztheilchen zusammensetzen; dann würden während der aufeinander folgenden Kerntheilungen die Substanztheilchen der Kernfäden sich mehr und mehr vermischen und so würde doch wohl schliesslich ein Verhältniss geschaffen werden, welches von meinem Bruder und mir als Durchdringung oder Vermischung der väterlichen und mütterlichen Erbmasse bezeichnet worden ist.

Durch eine Hülfshypothese sucht nun van Beneden sein Beobachtungsresultat mit seinen sonstigen Ansichten besser in Einklang zu bringen. Während er die Individualität der chro-

matischen Elemente preisgibt, sucht er die Möglichkeit zu retten, dass wenigstens väterliche und mütterliche Erbmasse in allen Kerngenerationen getrennt bleibt. „Il n'est malheureusement pas possible de décider si les groupes ab, cd procèdent, le premier, des anses paternelles, le second, des anses maternelles, ou si les anses paternelles répondent aux éléments a, c, les anses maternelles aux groupes b, d; si, en d'autes termes, les éléments paternels et maternels restent séparés dans la série des générations cellulaires succesives, ou si, au contraire, il s'opère des unions bout à bout d'un élément paternel et d'un élément maternel. La première hypothèse paraît plus probable, si l'on se rappelle que dans la première cellule de l'embryon, où le noyau est représenté par deux pronucléus separés, il ne s'opère aucune apposition bout à bout des éléments chromatiques paternels et maternels. Il est dificile d'admettre que la primière cellule de l'embryon diffère beaucoup des cellules quelle engendre."

Boveri hat an demselben Objekt wie van Beneden die Hypothese von der Individualität der chromatischen Elemente geprüft und glaubt seine Beobachtungen im Gegensatz zu van Beneden zu ihren Gunsten auslegen zu sollen. Seine Beweisführung ist dieselbe wie diejenige des belgischen Forschers, sie beruht auf einer Vergleichung verschiedener Kernfiguren, die während mehrerer Theilungen auf einander folgen. Boveri fasst sein Ergebniss dahin zusammen: „Nachdem die allgemeine Uebereinstimmung in der Zahl und Lagerung der chromatischen Elemente vor und nach dem Bestehen des ruhenden Kernes von vornherein die Vermuthung nahe legt, dass jedes Element der Tochterplatte mit einem aus dem Kerngerüst wieder hervorgehenden Elemente identisch ist, lässt sich diese Anschauung noch fester begründen durch den Nachweis, dass 1) jedes neu auftretende Schleifenende mit einem Ende der den Kern bildenden Schleifen identisch ist, und dass 2) je zwei vor der Reconstruction in einem Elemente verbundene Enden auch nach der Retraction des Gerüstes wieder in einer und derselben Schleife vereinigt sind. Nur darüber geben die Figuren keinen Aufschluss, ob auch das Mittelstück, das diese beiden Enden in beiden Zuständen in Verbindung setzt, seiner Susbtanz nach das gleiche ist. Ist die aufgestellte Hypothese richtig, so ergibt sich daraus, dass von den vier Schleifen, die wir in der Theilungsfigur einer Furchungszelle beobachten,

zwei rein männlich sind oder, besser gesagt, vom Vater abstammen, zwei von der Mutter."

Schon vor Boveri hat Rabl bei Salamanderkernen wahrscheinlich zu machen gesucht, dass die Kernfäden, die am Schluss einer Theilung in die ruhenden Kerne eintreten, und die Fäden, die aus ihm bei einer erneuten Theilung wieder hervortreten, ein und dieselben Gebilde sind. Er denkt sich, dass beim Eintritt in den Ruhestand die primären Kernfäden seitliche Sprossen treiben, welche ihrerseits selbst wieder Fortsätze aussenden und sich mit einander verbinden können. Wenn dann der Kern sich zu einer neuen Theilung anschickt, dann strömt auf vorgebildeten Bahnen die chromatische Substanz wieder in die primären Kernfäden zurück, die in wesentlich derselben Lage wie im Knäuel verharrt sein sollen.

Ueber die theoretische Seite der Individualitätshypothese hat sich Boveri am eingehendsten ausgesprochen. Er huldigt der Idee, dass die Zelle selbst wiederum aus noch elementareren Organismen zusammengesetzt sei, die sich zu ihr verhalten, wie sie selbst zum Metazoenleib. Es sind dies die Chromosomen, gewissermaassen selbständige Individuen, die ihre Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren. Von dieser Annahme ausgehend formulirt Boveri die Vererbungstheorie so, dass das Gerüst eines jeden Kerns aus einer bestimmten Anzahl von Individuen besteht, die zur Hälfte die Nachkommen der väterlichen, zur Hälfte die Nachkommen der mütterlichen Chromosomen des Eies sind; auch wird er zu demselben Schluss geführt, zu welchem van Beneden und Weismann, ein jeder auf sehr verschiedener Grundlage, gelangt sind, zu dem Schluss nämlich, dass vor der Befruchtung in irgend einer Keimzellengeneration eine Reduction der Zahl der Kernelemente auf die Hälfte eingetreten sein müsse.

Wenn wir uns nach den Beweisen der Individualitätshypothese umsehen, so gibt es nur eine geringe Anzahl von Verhältnissen, welche sich zu ihren Gunsten verwerthen lassen. Am meisten scheint dafür zu sprechen, dass bei jeder Kerntheilung sich immer eine bestimmte Anzahl von Chromosomen ausbildet und dass die Zahl derselben in den Kernen einer jeden Thierart eine ganz constante ist, dass ferner Ei- und Samenkern dem neuentstehenden Individuum eine gleich grosse Menge von Chromo-

somen überliefern. Dagegen scheinen mir alle Versuche, den ruhenden Kern als eine Vielheit einzelner chromatischer Elemente darzustellen, gescheitert zu sein. Man sucht hier in den Kern etwas hinein zu demonstriren, was kein unbefangener Beobachter in seiner Struktur erkennen wird. Man vergleiche die ausserordentlich wechselnden Zustände, welche die chromatische Substanz in den Kernen der Samenmutterzellen von Ascaris (Taf. II. Fig. 4—7. 31. 32; Taf. I. Fig. 8—11) vom Beginn der Wachsthumszone bis zum Beginn der Theilzone zeigt. Sollen in dieser bald feinmaschigen (Taf. II. Fig. 2), bald in gröberen Klumpen und einzelnen Körnern (Taf. I. Fig. 8 und 9), bald in einem gröberen Netz (Fig. 15) angeordneten Substanz wirklich die vier Schleifen der letzten Theilung (Taf. II Fig. 2) als selbständige Elemente vorhanden sein? Der Augenschein spricht entschieden dagegen. Und wie erklären sich mit dieser Hypothese die sonderbaren Kernzustände, in denen sich die chromatische Substanz so in's Ungeheure vermehrt findet, wie in den Keimbläschen der Eier von Amphibien und vielen anderen Thieren? Auch hier sind die Kerne auf dem Wege der Theilung aus einer bestimmten Anzahl von Chromosomen hervorgegangen. Schreibt man den Chromosomen keine Individualität zu, dann lässt sich begreifen, dass auf dem Wege der Ernährung die Substanz so zugenommen hat. Im andern Falle müssten sich die Chromosomen im Keimbläschen auf dem Wege der Fortpflanzung durch Längsspaltung ganz ausserordentlich vermehrt haben, was nach unseren jetzigen Kenntnissen wohl kaum anzunehmen ist. Oder man betrachte die compacte wie homogen erscheinende chromatische Substanz der Samenfäden, z. B. von Salamandra maculata. Was berechtigt hier zu sagen, dass sie aus 12 selbständigen chromatischen Elementen zusammengesetzt sei, von denen doch nicht die Spur zu sehen ist?

Durch die Individualitätshypothese werden aber auch die Erscheinungen der Kerntheilung nicht verständlicher gemacht als es durch manche andere Annahme geschehen kann. Die fädige Structur tritt nicht allein an den Chromosomen, sondern fast an allen Substanzen ein, die bei dem complicirten Prozess betheiligt sind. Es bilden sich auch achromatische Spindelfasern, es bilden sich die radiär um die Pole angeordneten Protoplasmafibrillen. Mit demselben Recht wie bei den Chromosomen, könnte man auch die

Hypothese aufstellen, dass Spindelfasern und Protoplasmafibrillen individuelle Elemente seien, die als solche schon im ruhenden Kerne und Protoplasma ein Dasein führen. In unseren Augen sind alle diese Bildungen und Structuren vorübergehend bei der Kerntheilung unter dem Einfluss der dann in Wirksamkeit tretenden Kräfte hervorgerufen worden.

Rabl sagt, „es ist nun nicht denkbar, dass in der ruhenden Zelle keine Spur von dieser Anordnung mehr vorhanden sein sollte. Niemand wird annehmen wollen, dass die Fäden im Mutterknäuel anschiessen, wie die Krystalle in einer Mutterlauge, oder dass beim Uebergang des Tochterknäuels zur Ruhe die Fäden sich vollständig auflösen oder in Stücke zerfallen". Zu allen diesen Annahmen braucht man aber doch nicht geführt zu werden, wenn man die Individualität der Chromosomen in Abrede stellt. Es ist eine beliebte Vorstellung, dass die chromatische Substanz in morphologischer Hinsicht aus zahlreichen Körnern aufgebaut sei. Nehmen wir an, dass diese Theilchen Polarität erhalten, wenn Kräfte, die im Ruhezustand des Kerns latent waren, bei Beginn der Theilung in Wirkung treten, dann scheint es mir recht gut verständlich zu werden, dass die angenommenen morphologischen Einheiten der Kernsubstanz, die Körner, sich in Reihen hintereinander anordnen. Wenn nach Beendigung der Theilung die Polarität wieder erlischt, werden sie mehr und mehr diese festere Verbindung in Reihen wieder verlieren und durch Verschiebung an einander in ähnlicher Weise, wie sich bei der Protoplasmabewegung die Theilchen verlagern, einen lockeren und unregelmässigeren Verband eingehen.

Eine weitere Verfolgung dieser Annahme führt zu einer weiteren, nicht unwichtigen Consequenz. Bei der Längsspaltung der Fäden nämlich müssen die Mutterkörner in Tochterkörner zerlegt werden, die sich in absolut gleichem Verhältniss auf die Tochterkerne in der von Roux geforderten Weise vertheilen. So würde genau dasselbe Endresultat, wie durch die Lehre von der Individualität der Chromosomen, erreicht werden, dass bei jeder Theilung die mütterliche und väterliche Erbmasse in gleichen Mengenverhältnissen auf alle Tochterkerne vertheilt wird. Und trotzdem ist dabei eine Vermischung und Verlagerung der Mutterkörner nicht ausgeschlossen, wie bei der Individualitätshypothese. In gleicher Weise hat sich schon Hensen geäussert. „Für den

Fall, dass bei der Zerstreuung und nachfolgenden Sammlung der Kernfäden die einzelnen Körner resp. deren wesentliche Grundsubstanz als solche bestehen bleiben, würde, ganz einerlei, wie immer sich die vom Ei und Samen herstammenden Körner aneinander anordnen, in jeder Zelle des Körpers noch der Träger der Vererbung beider Eltern in gleichem Maasse mit mathematischer Nothwendigkeit vorhanden sein müssen." Auch Nägeli erörtert verschiedene Möglichkeiten, wie das männliche und das weibliche idioplasmatische System sich materiell mit einander vermischen können, indem die Micellen sich gegenseitig anziehen und aneinander verschieben (p. 220).

Ich will natürlich nicht sagen, dass die Verhältnisse in Wirklichkeit in der angegebenen Weise vor sich gehen. Da wir von dem feineren Bau der organischen Substanzen, von Micellen, Inotagmen, Pangenen, Körnern etc. nichts aus Anschauung wissen, hat die ganze Ausführung nur den Werth eines Gleichnisses oder eines Bildes. Mir genügt es, zur Individualitätshypothese der Chromosomen Stellung genommen und an dem Bilde gezeigt zu haben, dass nach der Verschmelzung von Eikern und Samenkern auch die Annahme einer Durchdringung väterlicher und mütterlicher Erbmasse bei dem gegenwärtigen Zustand unseres Wissens statthaft ist, und dass bei dieser Annahme auch eine gleiche Vertheilung der beiden Erbmassen auf alle Tochterkerne ebenso gut möglich ist, wie bei der Hypothese von van Beneden und Boveri, nach welcher die chromatischen Elemente als solche getrennt erhalten bleiben.

Die Ahnenplasmatheorie von Weismann, die Bedeutung des zweiten Richtungskörpers und die Parthenogenese.

Weismann betrachtet die beim Befruchtungsprocess übertragene Erbmasse als eine Einheit, die bis zu einem gewissen Grade theilbar, aber sonst in ihren Eigenschaften unveränderlich ist. Er lässt diese Einheit von Generation auf Generation übertragen werden und kommt so zu der Vorstellung, dass im Kern eine Summirung zahlloser Erbmassen, die er nun Ahnenplasmen nennt, stattfinde und dass die chromatischen Elemente aus zahlreichen Ahnenplasmen zusammengesetzt seien. Insofern steht die Ahnenplasmatheorie in schroffem Gegensatz zur Individualitäts-

hypothese der Chromosomen, zu welcher übrigens Weismann selbst keine Stellung genommen hat.

Obwohl in dieser Beziehung zwischen Weismann und mir Uebereinstimmung herrscht, kann ich doch der Ahnenplasmatheorie und ihren Consequenzen ebenso wenig, wie der Individualitätshypothese von meinem Standpunkte aus beipflichten und habe ich ihr folgenden Gedankengang gegenüber zu stellen:

Die Annahme, dass die Kernsubstanz Vererbungssubstanz ist, führt nothwendiger Weise zu der Vorstellung, dass sie etwas ausserordentlich zusammengesetztes ist, dass sie sich aus vielen verschiedenartigen Anlagen aufbauen muss. Ich theile hier im Allgemeinen die Gesichtspunkte, die de Vries in seiner interessanten und scharfsinnigen Schrift, die intracellulare Pangenesis, entwickelt hat, wenn ich ihm auch nicht in allen Detailfragen folgen möchte. Es ist nun einleuchtend, dass sich die vom Vater und die von der Mutter ererbte Masse aus wesentlich denselben Anlagen zusammensetzen wird, in demselben Maasse, als Vater und Mutter sich von einander nur durch geringfügige Differenzen unterscheiden im Vergleich zu der Uebereinstimmung ihrer Gesammtorganisation. Dasselbe muss gesagt werden von der elterlichen Erbmasse im Vergleich zur Erbmasse ihrer Vorfahrenreihen. Mit andern Worten: In der Erbmasse einer Art werden im Wesentlichen dieselben Anlagen enthalten sein, nur wenige werden in geringer Weise von einander variiren.

Wie nun in einem Organismus alle Theile in einem Wechselverhältniss stehen und sich beeinflussen, so wird es auch mit den zahlreichen Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunft im Kernraum der Fall sein und wenn der Verband untereinander Verlagerungen zulässt, so ist es nicht als unwahrscheinlich zu bezeichnen, dass gleiche Anlagen sich enger aneinander schliessen werden als entferntere, und dass sich aus gleichen aber variirenden Anlagen väterlicher und mütterlicher Herkunft eine Mittelform durch gegenseitige Beeinflussung bildet. Aehnliche Ideengänge finden sich auch in den Schriften von Nägeli, de Vries und Hensen. Zu Gunsten einer solchen Annahme lässt sich noch anführen, dass die vererbte Ausgangsmasse eine ausserordentlich kleine ist, dass sie durch Ernährung im werdenden Organismus in erstaunlicher Weise wächst und indem sie einen Stoffwechsel erfährt, auch Veränderungen ausgesetzt ist. Man

kann daher jetzt nicht mehr sagen, diese Kernhälfte ist väterlich und jene ist mütterlich, vielmehr ist jetzt aus väterlicher und mütterlicher Erbmasse ein neues entstanden, ein Mittelding von beiden, die kindliche Kernmasse.

Eine solche Auffassung erklärt manche Vererbungserscheinungen, die man als die Lehre von der Individualpotenz zusammengefasst hat; es erklärt, warum manche Individuen mit edlem Blut ihre Charactere in viel höherem Maasse vererben, als andere, und warum edles Blut sich viele Generationen hindurch in einer Zucht geltend machen kann. Unter den variirenden Anlagen werden die kräftigeren und besseren den Ausschlag und dem ganzen Anlagecomplex ihr Gepräge geben. Ich stimme Hensen vollkommen bei, wenn er bemerkt: „Von den Eltern gehen allerdings Formen und Massen auf das Kind über, aber sehr bald schwinden die Massen vollkommen dahin und werden durch die vom Kinde gebildeten Massen ersetzt. Vollkommen schwinden die Massen desshalb, weil die Anfangsmasse verschwindend klein ist gegen die im Verlauf der Entwicklung sich bildende Masse und weil diese Massen, soweit sie wirksam sind, einen Stoffwechsel, also partielle Verbrennung, erleiden.“ „Die Form nur bleibt bestehen.“ „Die Zeugungsmasse des Sohnes ist also nicht Erbmasse des Vaters und der Mutter, sondern seine eigene Erbmasse, allerdings eingefügt in die vererbten Formen.“

Auch de Vries ist durch seine Betrachtungen zu dem Ergebniss geführt worden, „dass die erblichen Anlagen mischbar sind.“ Er kann keinen Grund für die Annahme finden, dass die Ahnenplasmen Weismann's nach der Befruchtung getrennt neben einander im Kerne liegen würden, und er hält es für viel wahrscheinlicher, dass ihre einzelnen Componenten sich hier mischen werden.

Wenn, wie auf den vorhergehenden Seiten gezeigt wurde, die väterlichen und die mütterlichen Erbmassen im Kinde nicht als getrennte Einheiten bestehen bleiben, sondern zusammen ein ein neues, drittes, die kindliche Erbmasse bilden, dann wird die von Weismann gefolgerte Summirung von Ahnenplasmen hinfällig, desgleichen seine Hülfshypothese von der Reduction der Ahnenplasmen. Wer allerdings die Grundannahme von Weismann zugiebt, der wird sich den mit vielem Scharfsinn von ihm gezogenen Schlussfolgerungen nicht entziehen können, zumal bei den

Vorgängen der Parthenogenese die ausbleibende Bildung des zweiten Richtungskörpers sich scheinbar als Beweis für die Richtigkeit der Schlüsse verwerthen lässt. So hält denn auch Weismann „die theoretische Forderung einer bei jeder Generation sich wiederholenden Reduction der Ahnenplasmen so sicher begründet, dass die Vorgänge, durch welche dieselbe bewirkt wird, gefunden werden müssen, wenn sie auch in den bis jetzt bekannten Thatsachen noch nicht enthalten sein sollten.“

Wie verhält sich nun zu diesen theoretischen Auseinandersetzungen das Thatsachenmaterial? Von meinem Standpunkte aus bieten sowohl die Erscheinungen in der Ei- und Samenbildung, welche Weismann als Reductionstheilung bezeichnet, als auch das Fehlen des zweiten Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern keine Schwierigkeit für die Erklärung. Während Weismann durch seine Summirung und fortgesetzte Theilung der Ahnenplasmen schliesslich zu Einheiten geführt wird, die nicht mehr theilbar sind, fällt für mich diese Nothwendigkeit weg. Die in einem Kern enthaltene Erbmasse ist in gleichwerthige Hälften theilbar. Denn einmal ist sie aus zwei nahezu gleichwerthigen Anlagecomplexen der Eltern hervorgegangen, so dass im Kern jede Anlage, wenn wir nicht eine Verschmelzung gleichwerthiger Anlagen annehmen, wenigstens in doppelter Zahl vertreten sein muss. Zweitens aber steht auch nichts im Wege, von vornherein im Kern eine Mehrheit gleicher Anlagen vorauszusetzen.

Ich erblicke in der eigenthümlichen Vorbereitung der Geschlechtszellen, durch welche die Kernmasse und die Zahl der chromatischen Elemente auf die Hälfte der typischen Zahl herabgesetzt wird, lediglich eine Einrichtung um zu verhindern, dass durch die Befruchtung eine Summirung der Kernmasse und der chromatischen Elemente herbeigeführt werde. Dieser Zweck wird in einfachster Weise dadurch erreicht, dass dieselbe Kernmasse, welche sonst durch eine einzige Theilung auf zwei Zellen vertheilt worden wäre, hier durch zwei ohne Pause aufeinander folgende Theilungen auf vier Zellen vertheilt wird. Die Kernmasse der Samen- und der Eimutterzelle wird anstatt halbirt, geviertelt, die Summe der chromatischen Elemente durch die zweite Theilung auf die Hälfte der Normalzahl herabgesetzt. Das Ruhestadium zwischen zwei Theilungen fällt weg, damit sich die chromatische Substanz nicht wieder auf dem Wege der

Ernährung ergänzen kann. Alle vier von der Samenmutterzelle abstammenden Samenzellen erhalten gleichwerthige Erbmasse und ebenso das Ei und die drei Richtungskörper, welche rudimentäre Eizellen sind.

Die Annahmen von Weismann, van Beneden und Boveri, dass Kerntheile ausgestossen werden oder atrophiren, die Ausstossung männlicher und weiblicher Kernfäden, die Ausstossung von Ahnenplasmen, die Atrophie chromatischer Elemente, kommen in Wegfall, wie denn in der That auch ein Ausstossungsprocess bei Ascaris megalocephala zu keiner Zeit hat nachgewiesen werden können.

In nicht minder einfacher Weise erklären sich auch die Vorgänge bei der Parthenogenese. Nicht das Ahnenplasma wird in den Eiern, die nur einen Richtungskörper bilden und nicht befruchtungsbedürftig sind, zurückbehalten, vielmehr unterbleibt die Halbirung der Kernmasse, welche die Bildung des zweiten Richtungskörpers herbeiführt, weil ohne nachfolgende Befruchtung eine Halbirung keinen Zweck mehr hat. Denn durch letztere soll ja, wie wir gesehen haben, nur die durch die Befruchtung bedingte Summirung der Kernsubstanz verhindert werden.

Bei der Parthenogenese scheinen sich übrigens die Eier nach der Bildung des ersten Richtungskörpers etwas verschieden zu verhalten. Nach der Darstellung von Weismann und Ishikawa scheint sich gleich aus der Hälfte der ersten Richtungsspindel ein Keimkern zu bilden, der in Ruhe tritt und Bläschenform annimmt und dieselbe Chromatinmasse wie jeder Kern nach der Theilung besitzt. Von ihm geht dann auch ohne Befruchtung der weitere Anstoss zur embryonalen Entwicklung aus.

Bei Eiern von Asteracanthion dagegen, die einen Ansatz zu parthenogenetischer Entwicklung zeigten, habe ich beobachtet, dass nach der Bildung des ersten Richtungskörpers im Ei noch die zweite Richtungsspindel entsteht. Trotzdem kam es aber nicht zur Abschnürung eines zweiten Richtungskörpers. Dagegen nahmen aus den zwei Gruppen von chromatischen Elementen der zweiten Richtungsspindel zwei bläschenförmige Kerne ihren Ursprung; diese näherten sich darauf wieder und verschmolzen unter einander zum Theilkern. Es liess sich also bei Asteracanthion der Ansatz zur Bildung eines zweiten Richtungskörpers noch nachweisen, der Process wurde aber bald wieder rückgängig

gemacht und die für den zweiten Richtungskörper schon auf dem Wege der Kerntheilung abgesonderte Chromatinmenge wurde wieder für das Ei selbst benutzt, um die Chromatinmasse nicht unter das Normalmaass herabsinken zu lassen.

Solche Befunde bei einem Thier, bei welchem Parthenogenese nur ausnahmsweise und vielleicht auch nur in unvollkommener Art vorzukommen scheint, zeigen wohl den Weg an, auf welchem sich befruchtungsbedürftige Eier in parthenogenetische wieder zurückverwandeln können.

Aehnliche Beobachtungen hat schon früher Boveri bei Ascaris und neuerdings bei Pterotrachea gemacht. Da in diesen Fällen abnormer Entwicklung ein Spermakern fehlte, schliesst Boveri, dass das Fehlen des Spermatozoon das Ei veranlasst habe, die Bildung des zweiten Richtungskörpers auf die Theilung des Kerns zu beschränken, die Zelltheilung aber zu unterdrücken, so dass der Kern des zweiten Richtungskörpers im Ei verbleibe. Eine derartige Reaction des Eies auf den Mangel des Spermatozoon habe wohl den Zweck, eine parthenogenetische Entwicklung einzuleiten. In den Chromosomen des zweiten Richtungskörpers sieht Boveri einen Ersatz für die nicht in das Ei eingeführten Spermachromosomen.

Ueber die Bedeutung der Befruchtung und der geschlechtlichen Differenzirung.

Dass die Befruchtung für die Entwicklung der Organismen sehr wichtig ist, lehrt ihre ausserordentlich weite Verbreitung bei den Einzelligen, bei den Pflanzen und bei den Thieren. Worin aber im Gegensatz zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung ihr Nutzen besteht, ist uns zur Zeit noch durchaus dunkel geblieben. Die tiefsten Einblicke in die Bedeutung der Befruchtung verdanken wir wohl den experimentellen Untersuchungen von Darwin. Derselbe zieht aus seinen zahlreichen Versuchen den Schluss, dass „Kreuzung von Formen, welche unbedeutend verschiedenen Lebensbedingungen ausgesetzt gewesen sind oder variirt haben, Lebenskraft und Fruchtbarkeit der Nachkommen begünstigt, während grössere Veränderungen oft nachtheilig sind.“ „Der blosse Akt der Kreuzung thue an und für sich nicht gut, sondern das Gute hänge davon ab, dass die Individuen, welche gekreuzt

werden, unbedeutend in ihrer Constitution von einander verschieden sind und zwar in Folge davon, dass ihre Vorfahren mehrere Generationen hindurch unbedeutend verschiedenen Bedingungen oder dem, was wir spontane Abänderung nennen, ausgesetzt gewesen sind.“ Darwin lässt den Nutzen der Befruchtung herbeigeführt werden „durch die Vermischung der unbedeutend verschiedenen physiologischen Elemente unbedeutend verschiedener Individuen.“

Auf diesem Gedankengang fussend hätten wir also anzunehmen, dass zwischen der Substanz von Samenkern und Eikern geringfügige Unterschiede bestehen, ohne indessen zur Zeit im Stande zu sein anzugeben, welcher Art dieselben sind. Von der für uns unsichtbaren Constitution der Keimsubstanzen hängt der Erfolg ab, welchen man bei Normalbefruchtung, bei Inzucht und bei Bastardirung erhält, nicht aber von äusserlichen Momenten, wie von der Form der Samenfäden oder von der Beschaffenheit der Eihüllen.

Wenn ich hier von einer Verschiedenheit der beiden Kernsubstanzen rede, so will ich gleich, um nicht missverstanden zu werden, hervorheben, dass dieselbe nichts zu thuen hat mit dem, was man als secundäre Geschlechtscharactere bezeichnet.

Manche Organismen, bei denen Befruchtung vorkommt, zeigen überhaupt keine geschlechtlichen Differenzen; die grosse Zahl hermaphroditer Geschöpfe bringt gleichzeitig Eier und Samen hervor. Befruchtete Bieneneier liefern Drohnen. Nichts spricht dafür, dass vom Samenkern die specifisch männliche, vom Eikern die specifisch weibliche Form der Art bei der Zeugung überliefert werde. Mit Strasburger, Hensen, Weismann, meinem Bruder, Maupas u. A. stimme ich in der Ansicht überein, dass die Ausbildung zweier verschiedener Geschlechter nicht die Ursache der geschlechtlichen Zeugung, vielmehr erst eine Folge des Nutzens ist, welchen die Verbindung zweier Individuen einer Art für die Erhaltung des Lebensprocesses darbietet. Alle Sexualcharactere sind nur entstanden, um die Vereinigung der Geschlechtsprodukte zweier Individuen zu ermöglichen. Nur zu dem Zwecke haben sich die Gegensätze, welche man als weiblich und männlich bezeichnet, herausgebildet.

In diesem Sinne habe ich mich schon in der ersten Auflage meines Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte ausgesprochen:

„Die Unähnlichkeit zwischen den männlichen und weiblichen

Geschlechtszellen erklärt sich daraus, dass zwischen beiden eine Arbeitstheilung stattgefunden hat, indem sie sich verschiedenen Aufgaben angepasst haben. — Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprocesse erforderlich sind, zu sorgen. Sie hat daher im Ovarium Dottermaterial aufgespeichert und ist dementsprechend gross und unbeweglich geworden. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprocesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat diese andere Aufgabe der männliche Elementartheil übernommen. Er hat sich zum Zwecke der Fortbewegung und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen contractilen Faden umgebildet und hat sich aller Substanzen vollständig entledigt, welche, wie z. B. das Dottermaterial, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgiebt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmässigste ist."

„Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreich. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden copulirenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich sind, und andere verwandte Arten, bei welchen sich eine allmählich erfolgende Differenzirung in der Weise beobachten lässt, dass die eine Zelle grösser, weil dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und unbeweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, dass jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden muss."

In derselben Weise sind, wie die vergleichende Anatomie lehrt, alle secundären Sexualcharactere zu beurtheilen, die bei den höchsten Geschöpfen in so tief eingreifender Weise den ganzen Organismus beeinflussen.

Den besten Beweis für die Richtigkeit dieser Auffassung liefert die geschlechtliche Zeugung der Infusorien, in welche wir durch die ausgezeichneten Untersuchungen von Maupas und meinem Bruder neuerdings einen tieferen Einblick gewonnen haben. „Bei den meisen Infusorien", bemerkt mein Bruder, „ko-

puliren weder sexuell differenzirte Kerne, noch auch Kerne sexuell differenzirter Thiere, sondern gleichwerthige Kerne, welche in gleichwerthigen, aber unabhängig von einander entwickelten Thieren entstanden sind.“ In ähnlicher Weise sagt Maupas: „Les différences appelées sexuelles, portent sur des faits et des phénomènes purement accessoires de la fécondation. La fécondation consiste uniquement dans la réunion et la copulation de deux noyaux semblables et équivalents, mais provenants de deux cellules distinctes.“

Zur Geschichte der Richtungskörperchen.

Da wir uns bei allen Vorgängen der Reife und Befruchtung des Eies mit den Polzellen oder Richtungskörperchen haben beschäftigen müssen und da mir die Frage nach der Bedeutung derselben wohl zu einem vorläufigen Abschluss gekommen zu sein scheint, will ich am Ende dieses Theiles meiner Abhandlung noch einen kurzen Ueberblick über die Geschichte der unscheinbaren, aber vielumstrittenen und, wie sich immer mehr herausgestellt hat, sehr bedeutungsvollen Gebilde geben.

Wie Bütschli in seinen Studien bemerkt, ist der erste Entdecker der Richtungskörper Carus, der sie 1824 bei Limnaeus auffand. In der Folgezeit wurden sie von Dumortier, J. van Beneden, Kölliker, Fr. Müller, Quatrefages, Warneck, Rathke, Loven, Gegenbaur, Frey, Robin, Reichert etc. bei Mollusken und Würmern, durch A. Müller bei Petromyzon, durch Barry und Bischoff bei Säugethieren, durch Hoffmann und O. Schultze bei Teleostiern und Amphibien zuerst nachgewiesen. Auch manche Bildungen, die mit den Richtungskörperchen nichts zu schaffen haben, wurden als solche aufgeführt, wie manche Abscheidungen, die nach Auflösung des Keimbläschens an den dotterreichen Eiern der Fische, Amphibien, Reptilien und Vögel gebildet werden (Oellacher, Bambeke).

Entstehung und Bedeutung der Richtungskörper blieb in den ersten Decennien ihrer Entdeckung räthselhaft. Rathke erklärte sie für bedeutungslose Substanztheilchen, die aus dem Dotter ausgepresst würden, Loven hielt sie für den aus dem Ei ausgestossenen Keimfleck des sich auflösenden Keimbläschens. Fr. Müller machte auf ihre constante Lage an derjenigen Stelle des

Eies aufmerksam, wo am animalen Pol die erste Theilfurche beginnt, und gab ihnen daher den in der Literatur seitdem eingebürgerten Namen der Richtungsbläschen.

Einen bedeutenden Fortschritt bezeichnen die im Jahre 1875 und 1876 erschienenen Arbeiten von Fol und Robin und vor allen Dingen das grundlegende Werk von Bütschli über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle.

Robin giebt eine völlig zutreffende Beschreibung von den Veränderungen, die am lebenden Ei der Hirudineen bei der Bildung der Richtungskörper, die er globules polaires nennt, wahrzunehmen sind. Er bestreitet danach ihre Abstammung vom Keimbläschen oder Keimfleck, er lässt sie einzig und allein aus der homogenen Grundsubstanz des Dotters bestehen und von der Oberfläche des Eies sich in ähnlicher Weise abschnüren, wie sich an den Insecteneiern nach seinen Beobachtungen die Blastodermzellen anlegen.

Fol bemerkte bei der Bildung der Richtungskörper des Pteropodeneies die Strahlenfigur im Dotter, legte aber den Gebilden keine Bedeutung bei. „J'adopterai le terme de corpuscule excrété ou corpuscule de rebut, qui paraît plus conforme au rôle tout à fait nul qu'il joue dans la suite du développement."

Grosses Aufsehen erregten die Beobachtungen von Bütschli, die an den Eiern von Würmern und Mollusken gewonnen wurden. Bütschli entdeckte im frisch gelegten Ei einen spindelförmig beschaffenen Kern, wie er ihn auch bei Infusorien und auf Theilungsstadien von Zellen kennen gelernt hatte, und deutete ihn für das metamorphosirte Keimbläschen. Er lässt dann die Kernspindel an die Oberfläche des Eies emporrücken und von einer hier befindlichen Dotterstrahlung aus dem Dotter herausgeschoben werden. Während der Ausstossung soll die Kernspindel sich durch Quellung vergrössern und daher in drei kugelige Abschnitte einschnüren. Durch diese Beobachtungen hält es Bütschli für erwiesen, dass die sogenannten Richtungskörper das ausgestossene Keimbläschen sind und zwar, wie er besonders betont, höchst wahrscheinlich das gesammte Keimbläschen, da Nichts darauf hindeutet, dass irgend ein Rest desselben zurückbleibt, ausgenommen allein flüssige Bestandtheile, die während der Umwandlung zur Spindel ausgetreten sind. Das Ei soll daher vor der Befruchtung kernlos sein und erst nach der Befruchtung, die als ein

Verjüngungsprocess gedeutet wird, wieder einen neuen Kern erhalten.

Die ausgezeichnete, aber trotzdem von mehreren grossen Irrthümern nicht freie Arbeit von Bütschli hat mir selbst als Ausgangspunkt gedient für zwei Reihen von Untersuchungen, welche ich über die Bildung und Verbreitung der Richtungskörper im Thierreich angestellt habe. Durch dieselben glaube ich zum ersten Male folgende Sätze sicher begründet zu haben:

1. Die Bildung der Richtungskörper erfolgt unabhängig von der Befruchtung und bei vielen Thieren längere Zeit vor derselben, sie ist zu den Reifeerscheinungen des Eies zu rechnen.

2. Die Richtungsspindel geht nicht durch direkte Umbildung aus dem ganzen Keimbläschen hervor, sondern nur aus einem kleinen Theil desselben, hauptsächlich aus der im Keimfleck enthaltenen Kernsubstanz (Nuclein, Chromatin), während der grössere Theil aufgelöst wird.

3. Die Richtungskörper entstehen nicht durch Ausstossung der Kernspindel, sondern durch eine sich zweimal wiederholende Zelltheilung, bei welcher sich sowohl das Protoplasma, als auch die Spindel in der für jede Zelltheilung characteristischen Weise betheiligt. Da die Theilprodukte (Ei und Richtungskörper) von so ungleicher Grösse sind, bezeichnete ich den Process genauer als Zellknospung. Hierbei lenkte ich zum ersten Mal die Aufmerksamkeit auf die fundamentale Erscheinung, dass zwischen der Bildung des ersten und des zweiten Richtungskörpers das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns ausfällt.

„Nach dem gewöhnlichen Theilungsverlauf“, heisst es in der Arbeit über das Ei der Hirudineen, „müsste die Spindelhälfte, welche nach der Abschnürung des ersten Richtungskörpers in der Dotterrinde zurückbleibt, sich zunächst zu einem homogenen Kern umbilden, und dieser erst müsste sich wieder strecken und zur zweiten Spindel werden, welche bei der Entstehung des anderen Richtungskörpers betheiligt ist. Ich habe auch Präparate erhalten, welche mir für einen solchen Vorgang zu sprechen schienen; Präparate, an denen die Körnchen der im Ei gebliebenen Spindelhälfte sich mit Kernsaft etwas imbibirt hatten und kleine Vacuolen bildeten. Da ich indessen die übrigen Zwischenstadien nicht aufgefunden habe, so kann ich die andere Möglichkeit, dass sich vielleicht die Spindelhälfte auf direktem Wege zur zweiten Spindel ergänzt, nicht ganz von der Hand weisen. An Objecten, die eine continuirliche Beobachtung gestatten, wird sich

dieser zweifelhafte Punkt leicht entcheiden lassen." Bald darauf habe ich auch diesen zweifelhaft gelassenen Punkt durch Untersuchung der Eier von Seesternen und anderen Thieren entschieden, bei welchen eine continuirliche Beobachtung des Processes möglich ist. „Unmittelbar unter dem ersten Richtungskörper befindet sich die andere Hälfte der Strahlenfigur, die sich im Laufe einer viertel Stunde wieder zu einer Doppelstrahlung umgewandelt hat. Es bildet sich jetzt in derselben Weise wie der erste, so auch der zweite Richtungskörper, und wieder bleibt von der Doppelstrahlung die centrale Hälfte in der Dotterrinde zurück." Und bei der Untersuchung des Eies der Pteropoden bemerkte ich: „Es ergänzt sich wieder die Spindelhälfte, welche nach der ersten Knospung im Ei geblieben ist, zu einer vollständigen Spindel."

4. Die Richtungskörper sind kleine Zellen, bestehend aus Protoplasma und Kern. Ihre Zahl beträgt bei einigen Thieren (Hirudineen, Nausithoë) drei, indem sich die erstgebildete Zelle noch einmal theilt.

5. Nach der Bildung des zweiten Richtungskörpers bleibt die Hälfte der zweiten Spindel im Ei zurück und wandelt sich in den Eikern um. Das Ei durchläuft daher während seiner Entwicklung keinen kernlosen Zustand, kein Monerenstadium, indem die verschiedenen Kerngenerationen direkt von einander abstammen.

6. Unter dem Namen Richtungskörper sind ihrer Beschaffenheit und Entstehung nach verschiedene Bildungen zusammengeworfen worden, wie die nach aussen entleerten Reste des Keimbläschens bei Fischen und Amphibien (Oellacher etc.). Als Richtungskörper sind nur solche Gebilde zu bezeichnen, welche durch Zellknospung unter Auftreten einer Richtungsspindel, wie bei Hirudineen und Mollusken, ihren Ursprung nehmen [1]).

7. In meiner dritten Arbeit über die Eireife untersuchte ich die Bildung der Richtungskörper in den verschiedenen Stämmen des Thierreichs, und während ich früher den Process auf einzelne Abtheilungen beschränkt glaubte, wurde ich jetzt zu der Annahme geführt, dass es sich bei der Hervorknospung der Richtungskörper um eine allgemein verbreitete Entwicklungserscheinung handeln werde.

---

1) Die früher weit verbreitete Ansicht, dass die Richtungskörper Excretstoffe des Eies seien, habe ich in keiner meiner Schriften getheilt, sondern im Gegentheil immer ein Gewicht darauf gelegt, dass dieselben Zellen seien.

Zu gleicher Zeit mit mir hat Giard die Ansicht ausgesprochen, dass die Richtungskörper durch einen Zelltheilungsprocess ihren Ursprung nehmen, und dass sie rudimentäre Zellen sind, die eine atavistische Bedeutung haben. Auf Grund erneuter Untersuchungen an Mollusken schliesst sich auch Bütschli dieser Auffassung an, welche bald zur herrschenden wird (C. O. Whitman, Mark, Trinchese, Nussbaum etc.). Nur von Seiten van Beneden's ist gegen die Zellnatur der Richtungskörperchen ein ernstlicher Einspruch bis in die jüngste Zeit erhoben und der Process ihrer Bildung als eine Pseudokaryokinese bezeichnet worden. Den Beweis für seine Ansicht findet van Beneden in den von ihm bei Ascaris megalocephala entdeckten Verhältnissen, die schon in einem besonderen Abschnitt meiner Abhandlung ausführlich besprochen worden sind. Dass aber auch bei den Nematoden die Richtungskörper Zellen sind und auf dem Wege der Zellknospung ihren Ursprung nehmen, haben Carnoy, Zacharias, Kultschitzky und Boveri, namentlich aber letzterer, durch genaue Untersuchung festgestellt. Sollte irgendwo noch ein Zweifel bestanden haben, so hoffe ich denselben durch die in dieser Abhandlung gegebene Beweisführung beseitigt zu haben.

Was für eine Bedeutung haben nun aber diese kleinen, mit Constanz bei der Eireife gebildeten Zellen?

Ausserordentlich verschiedenartige, zahlreiche Ansichten sind hierüber aufgestellt worden. Ich begnügte mich seiner Zeit mit der Feststellung der Thatsache, dass die Richtungskörper rudimentäre Zellen sind; welche physiologische Bedeutung ihnen aber zukommt, schien sich mir aus dem damals bekannten Thatsachenmaterial nicht erschliessen zu lassen. Es lag nahe, sie für rudimentäre Eier zu halten, da sie ja von dem Ei gebildet werden, aber damit war die Constanz ihres Auftretens noch nicht erklärt, denn von rudimentären Zellen ohne Bedeutung sollte man doch erwarten, dass sie in der Entwicklung unterdrückt werden.

C. O. Whitman (1878) stellte die Hypothese auf, dass die Richtungskörperchen phylogenetisch zu erklären seien, und dass sie noch eine Spur der ursprünglichen ungeschlechtlichen Vermehrung darstellten, welche der geschlechtlichen Fortpflanzung vorausgeht.

Eine ähnliche Ansicht hat, unabhängig von Whitman,

Giard geäussert und hat dieselbe in jüngster Zeit, gestützt auf die Untersuchungen über Infusorien von Maupas, im Einzelnen weiter durchzuführen versucht. „Pour nous, le point de départ du cycle doit être pris dans la cellule qui se sépare du parent, c'est-à-dire dans la cellule mise en liberté dans les glandes génitales. Cette cellule se comporte d'abord comme un Protozoaire, et répète le stade Protozoaire dans l'évolution du Métazoaire: puis, après un certain nombre de divisions agames, dont les dernières donnent naissance à des êtres avortés (globules polaires) par suite de la concurrence vitale avec un élement unique plus favorisé (oeuf) apparaît une conjugaison dont le produit évoluera désormais comme un organisme colonial homoplastidaire d'abord, et plus tard, hétéroplastidaire."

Andere Forscher sehen in den Richtungskörperchen Abortiveier. In diesem Sinne sprach sich zuerst Mark aus. Während es bei den Samenmutterzellen von Nutzen gewesen sei, durch Theilung zahlreiche Samenfäden zu bilden, bemerkt der amerikanische Forscher, sei es bei der Eientwicklung mehr darauf angekommen, das einzelne Element zu kräftigen durch Beschränkung der grösseren Anzahl. „The last act of proliferation has therefore never resulted in the production of more than a very few individual elements and there have practically been still further reduced by the suppression of the function of the cells called polar globules, in order to afford the remaining cell (ovum) that increased chance of survival which a better equipment is capable of insuring."

Auch Bütschli bezeichnet die Polzellen, von den Fortpflanzungserscheinungen niederer Organismen ausgehend, als rudimentäre Eier und erblickt in ihrem Auftreten einen Anklang an ursprünglichere Verhältnisse. Dann hat Boveri diese Lehre noch weiter auszubauen und fester zu begründen versucht. Auch ich habe, wie ich in meinem Lehrbuch schon hervorgehoben habe, einer derartigen Auffassung der Richtungskörper von Anfang an zugeneigt, mich aber nicht darüber ausgesprochen, weil mir ein Grund dafür, dass solche rudimentäre Eier nicht gänzlich rückgebildet worden sein sollten, nicht auffindbar war. In meiner jetzigen Abhandlung glaube ich nicht nur die Lehre von der Einatur der Richtungskörper (Mark, Bütschli, Boveri), sondern auch ihre physiologische Bedeutung und die Ursache, warum

sie sich in verkümmerter Gestalt erhalten haben, über allen Zweifel festgestellt zu haben.

Während die ebengenannten Forscher bei ihren Erklärungsversuchen hauptsächlich die morphologische Natur der Richtungskörper aufzuhellen versuchten, haben sich andere mehr mit der Frage nach ihrer physiologischen Bedeutung beschäftigt und wurden hierbei namentlich von dem Gedankengang geleitet, dass ihr Auftreten in irgend einer näheren Beziehung zum Befruchtungsact selbst stehen müsse. Für den letzteren sollen sich die Eizellen durch die Abscheidung der Richtungskörper vorbereiten. Balfour, Sedgwick Minot, van Beneden und Weismann haben in diesem Sinne verschiedene Hypothesen aufgestellt.

Balfour legte ein Gewicht darauf, dass zu seiner Zeit noch keine Richtungskörper bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern beobachtet worden waren. Er nimmt an, dass „bei der Bildung der Polzellen ein Theil der Bestandtheile des Keimbläschens, welche für seine Function als vollständiger und unabhängiger Kern nothwendig sind, entfernt wird, um der neuen Zufuhr an nothwendigen Theilen Platz zu machen, welche durch den Spermakern geliefert wird, und dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthenogenese eintreten müsste. Er lässt die Function, Polzellen zu bilden, von dem Ei ausdrücklich angenommen worden sein, um Parthenogenese zu verhüten.“

Eine noch bestimmtere Gestalt hat diese Ersatztheorie bei Sedgwick Minot und van Beneden angenommen, deren Anschauungen schon oben eine eingehendere Darstellung gefunden haben. Für sie sind die Richtungskörper die männlichen Bestandtheile des hermaphrodit angelegten Mutterkerns, die aus der Eizelle entfernt werden, um durch die Befruchtung durch neue männliche Elemente ersetzt zu werden. Van Beneden sieht hierbei in den Richtungskörpern nicht Zellen, sondern ausgestossene Kerntheile. Abgesehen von dieser Hypothese, die ich für eine verfehlte halte, hat van Beneden in seinen vorzüglichen Arbeiten einen grossen Fortschritt in der Lehre von den Richtungskörpern dadurch herbeigeführt, dass er in Ascaris megalocephala ein Object entdeckt hat, an welchem die Kernfiguren sehr grosse chromatische Elemente in sehr geringer Anzahl besitzen, so dass sich dieselbe sehr leicht mit Sicherheit bestimmen lässt. Er hat uns hierdurch einen Einblick

in ein sehr wichtiges Zahlenverhältniss der chromatischen Elemente eröffnet und gefunden, dass der Eikern und der Samenkern nur halb so viel Chromosomen bilden, als eine gewöhnliche Embryonalzelle und als die Keimzellen, aus denen die reifen Geschlechtsprodukte entstanden sind. Er hat so die fundamentale Thatsache festgestellt, dass in der Entwicklung der Geschlechtsprodukte eine Reduction der Kernsubstanz und der chromatischen Elemente auf die Hälfte eines Normalkerns stattfindet. Im Einzelnen aber hat van Beneden in der Darstellung, wie die Reduction bei den Eiern und Samenzellen vor sich geht, in vielen Beziehungen geirrt. Seine Darstellung der Entstehung der Richtungskörper, der einzelnen Phasen der Samenbildung, sein Vergleich der Richtungskörper mit den Corpuscules résiduels ist nicht zutreffend. Dasselbe gilt von seiner Ersatzhypothese, durch welche er die Nothwendigkeit der Reduction der chromatischen Elemente auf die Hälfte zu erklären sucht.

Dass der von van Beneden entdeckte Process der Reduction eine allgemeinere Verbreitung besitzt, lehrten die vorzüglichen Untersuchungen von Flemming über die Samenbildung bei Salamandra maculata und die nicht minder ausgezeichneten Arbeiten von Platner 1. über die Karyokinese bei den Lepidopteren und 2. zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Hierbei ist Platner durch seine Beobachtungen zu einer Auffassung der Bildung der Richtungskörper geführt worden, welche am meisten der Ansicht nahe kommt, welche ich in diesem Aufsatz entwickelt habe. Man vergleiche seine kurzen, im speciellen Theil meiner Untersuchung wörtlich angeführten Sätze, in welchen er die Theilungsstadien der Samenmutterzellen mit den Theilungen der Richtungskörper vergleicht und das zweite Theilstadium als eine Reductionstheilung bezeichnet.

Noch auf anderen Wegen suchte man der Bedeutung der Richtungskörper näher zu treten. Weismann wurde in seiner Keimplasmatheorie, wie schon früher genau dargestellt wurde, zu der Hypothese veranlasst, dass durch die Bildung der Richtungskörper histogene Kernsubstanz aus dem Ei entfernt und von dem allein zurückbleibenden Kernkeimplasma getrennt werde. Bald darauf machten Weismann und Blochmann die interessante Entdeckung, dass bei parthenogenetischen Eiern nur ein einziger

Richtungskörper gebildet wird, bei befruchtungsbedürftigen aber deren zwei. Wir haben schon früher gesehen, wie in Folge dieser Entdeckung Weismann zu einer Aenderung seiner ursprünglichen Hypothese veranlasst wurde; nur der erste Richtungskörper solle die histogene Kernsubstanz entfernen, der zweite dagegen solle eine Halbirung des Kernkeimplasma und eine Entfernung von Ahnenplasma zum Zweck haben. So wenig nun auch die Ahnenplasmatheorie haltbar ist, so hat doch Weismann darin das Rechte getroffen, dass er den Vorgang, durch welchen der zweite Richtungskörper gebildet wird, als eine Reductionstheilung bezeichnet, durch welche vom Keimplasma soviel entfernt werde, als nachher durch den Samenkern wieder eingeführt werde. Parthenogenese trete ein, wenn die volle Masse des Keimplasma durch Unterdrückung des zweiten Richtungskörpers in der Eizelle verbleibe.

Das die Parthenogenese betreffende Thatsachenmaterial wurde noch erweitert durch Entdeckungen, die Blochmann, Platner, Boveri und ich zu machen Gelegenheit hatten. Blochmann und Platner fanden, dass bei einigen Arthropoden keine selbständigen Richtungskörper auftreten, anstatt dessen aber entsprechende Kerntheilungen im Dotter ablaufen, durch welche ein Theil der Kernsubstanz als nutzlos für die weitere Entwicklung beseitigt wird; ferner constatirten sie in einigen Fällen parthenogenetischer Entwicklung das Auftreten von zwei Richtungskörpern.

Boveri und ich machten an verschiedenen Objecten die Entdeckung, dass bei manchen Eiern, die einen Ansatz zur parthenogenetischen Entwicklung zeigen, nach Abschnürung des ersten Richtungskörpers noch eine zweite Richtungsspindel, aber kein zweiter Richtungskörper entsteht. Vielmehr gehen aus der zweiten Spindel nur zwei Kerne hervor, die im Ei selbst bleiben, hier wieder miteinander verschmelzen und einen Kern liefern, durch welchen parthenogenetische Processe eingeleitet werden. Es wird in solchen Fällen die zweite Theilung, welche die Reduction der Kernmasse und eine nachfolgende Befruchtung zum Zweck hat, wieder rückgängig gemacht.

Eine in sich abgeschlossene und sehr einfache morphologisch-physiologische Erklärung aller Erscheinungen, welche bis jetzt beim Studium der Richtungskörper entdeckt worden sind, glaube ich durch Vergleichung der Ei- und Samenbildung der Nematoden

in dieser Abhandlung gegeben zu haben. Die **Theorie der Richtungskörper** fasse ich zum Schluss in folgende Sätze zusammen:

„Die Richtungskörper sind Abortiveier, die sich durch einen letzten Theilungsprocess aus den Eimutterzellen in derselben Weise wie die Samenzellen aus den Samenmutterzellen bilden. Während bei den letzteren die Theilprodukte als befruchtungsfähige Samenkörper Verwendung finden, entwickelt sich von den Theilprodukten der Eimutterzelle eins zum Ei, indem es sich der ganzen Dottermasse bemächtigt auf Kosten der Uebrigen, die in rudimentärer Gestalt als Richtungskörper fortbestehen.

Dass die rudimentären Zellen in der Entwicklung nicht ganz unterdrückt worden sind, sondern mit so auffallender Constanz in allen Classen des Thierreichs, ja sogar in Abtheilungen des Pflanzenreichs beobachtet werden, erklärt sich aus der hohen physiologischen Bedeutung, welche der letzte Theilprocess der Geschlechtsprodukte gewonnen hat. Derselbe unterscheidet sich von anderen Theilprocessen dadurch, dass zwei Theilungen sich unmittelbar aufeinander folgen mit Ueberspringen des bläschenförmigen Ruhezustands des Kerns, was in dieser Weise sonst nirgends vorkommt. Es soll dadurch in einfachster Weise verhindert werden, dass durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird. Denn dadurch, dass die Kernmasse der Samenmutterzelle und der Eimutterzelle gleich nach der ersten Theilung noch zum zweiten Mal getheilt wird, ehe sie noch Zeit gehabt hat, sich im Ruhestadium zwischen zwei Mitosen durch Ernährung wieder zu ergänzen, wird sie geviertelt, und so erhält jede der vier Enkelzellen durch den sinnreichen Process, den man kurz als Reductionstheilung characterisiren kann, nur die Hälfte der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente, welche ein Normalkern einschliesst.

Das letzte Theilstadium der Geschlechtsprodukte hat also den Character eines Vorbereitungsprocesses für den Befruchtungsact. Dieser Vorbereitungsprocess beginnt sich sogar schon am bläschenförmigen Kern der Samen- und der Eimutterzelle

geltend zu machen, da hier bereits die chromatischen Elemente für die zwei einander folgenden Theilungen angelegt werden. Durch ein genaueres Studium der Art und Weise, wie dies geschieht, kann vielleicht in Zukunft noch eine Vertiefung unserer Kenntnisse von dem Wesen des ganzen Vorbereitungsprocesses herbeigeführt werden.

Bei Eiern, die zu parthenogenetischer Entwicklung bestimmt sind, hat eine Reduction der Kernmasse, die ja eine nachfolgende Befruchtung zur Voraussetzung hat, keinen Zweck mehr. Daher unterbleibt bei ihnen die Bildung des zweiten Richtungskörpers, durch welchen sonst die Reduction bewirkt wird, entweder ganz (gewöhnlicher Vorgang bei der Parthenogenese) oder es legt sich noch die zweite Richtungsspindel an, zwei Kerne entstehen aus ihr, verschmelzen aber wieder nachträglich untereinander. So wird der Vorbereitungsprocess für die Befruchtung wieder rückgängig gemacht (Uebergang zu parthenogenetischer Entwicklungsweise). Endlich scheint es auch möglich zu sein, dass Eier, die nach Bildung zweier Richtungskörper reducirte Kerne enthalten, sich doch noch parthenogenetisch weiter entwickeln können (Blochmann, Platner), da das Theilvermögen der Kerne nach einer stattgefundenen Reductionstheilung nicht gänzlich aufgehoben ist, wie am schlagendsten die Experimente mit den Samenkernen (pag. 85) lehren. Doch ist in diesen Fällen ein genaueres Studium der chromatischen Elemente noch vorzunehmen."

Die hier entwickelte Theorie der Richtungskörper zeichnet sich durch eine grosse Einfachheit aus und scheint mir allen bisher bekannten Thatsachen Rechnung zu tragen. Auch stellt sie in mancher Beziehung einen Compromiss zwischen den verschiedenartigen Hypothesen dar, mit welchen uns die Literaturübersicht bekannt gemacht hat [1]).

---

1) Während des Drucks meiner Arbeit sind zwei interessante Abhandlungen von Lameere erschienen, welche mir durch die Freundlichkeit des Verfassers zugeschickt worden sind und welche mit dem von mir behandelten Thema in engster Beziehung stehen: 1. A propos de la maturation de l'oeuf parthénogénétique, und 2. Recherches sur la réduction karyogamique. Bruxelles 1890. In einer sich bald anschliessenden Fortsetzung meiner Abhandlung werde ich Gelegenheit nehmen, auf diese Untersuchungen noch näher einzugehen.

Literatur.

Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. I. Theil. 1880.
Van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. 1883.
Van Beneden u. Julin, La spermatogénèse chez l'ascaride mégalocéphale. Bulletins de l'académie royale de Belgique. 3me sér. t. VII. 1884.
Van Beneden u. A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'ascaride mégalocéphale. Bullet. de l'académie royale de Belg. 3me sér. t. XIV. 1887.
Blochmann, Ueber die Richtungskörper bei den Insecteneiern. Morph. Jahrb. Bd. XII u. XV.
Th. Boveri, Ueber Differenzirung d. Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala. Anatom. Anzeiger. II. Jahrg. 1887. Nr. 22.
Derselbe, Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Physiologie u. Morphologie in München. III. Bd. 1887.
Derselbe, Ueber den Antheil des Spermatozoon an der Theilung des Eies. Gesellschaft f. Morph. u. Physiol. in München. 1887.
Derselbe, Ueber partielle Befruchtung. Ebenda 1888.
Derselbe, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München. 1889.
Derselbe, Zellenstudien. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft, auch in Separatausgabe erschienen. Heft 1. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megalocephala und Ascaris lumbricoides. 1887. Heft 2. Die Befruchtung u. Theilung des Eies von Ascaris megalocephala. 1888. Heft 3. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. 1890.
Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc. Abhandlungen d. Senckenb. naturf. Gesellschaft. Bd. X. 1876.
Derselbe, Entwicklungsgeschichtl. Beiträge. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. 29. 1877.
Derselbe, Gedanken über die biologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biologisches Centralblatt. Bd. IV.
Carnoy, La cellule, recueil de cytologie et d'histologie générale. T. III. I. La vésicule germinative et les globules polaires chez divers nématodes. II. La segmentation chez les nématodes. Heft 1. 1886. Conférence donnée à la société belge de microscopie. Les globules polaires de l'Ascaris clavata. Heft II. 1887.
Flemming, W., Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 29. 1887.

Fol, Etudes sur le développement des mollusques. Paris 1875.

Derselbe, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mém. de la Soc. de Phys. et d'hist. nat. Genève 1879.

Gruber, Die Conjugation der Infusorien. Biologisches Centralblatt. Bd. X. 1890.

Van Gehuchten, Nouvelles observations sur la vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocephala. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. 1887. Nr. 25.

Hensen, Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirthschaftliche Jahrbücher. Bd. XIV. 1885.

Hatschek, Ueber die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Prager med. Wochenschrift. 1887. Nr. 46.

Oskar Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies.
1. Abhandlung, Morph. Jahrb. Bd. I. 1875.
2. Abhandlung, Morph. Jahrb. Bd. III. 1877.
3. Abhandlung, Morph. Jahrb. Bd. IV. 1878.

Derselbe, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschrift. Bd. XVIII. (N. F. Bd. XI.) 1884.

Derselbe, Experimentelle Studien am thierischen Ei vor, während u. nach der Befruchtung. 1890.

Derselbe u. Richard Hertwig, Ueber den Befruchtungs- u. Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.

Rich. Hertwig, Ueber die Gleichwerthigkeit der Geschlechtskerne bei den See-Igeln. Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphologie u. Physiologie in München. Bd. IV. 1888.

Derselbe, Ueber Kernstructur u. ihre Bedeutung für Zelltheilung u. Befruchtung. Ebenda.

Derselbe, Ueber die Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. bayer. Acad. der Wissensch. II. Cl. XVII. Bd. 1889.

Kultschitzky, Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 31. 1888.

Derselbe, Ueber die Eireifung u. die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 32. 1888.

Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XLII. 1885.

Derselbe, Das Karyoplasma und die Vererbung, eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Continuität des Keimplasma. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 1886.

Auguste Lameere, La réduction karyogamique dans l'ovogenèse. Bullet. de l'Acad. roy. de Belgique. 3me série. Tome XVIII. Nr. 12, p. 712—714. 1889.

Derselbe, A propos de la maturation de l'oeuf parthénogénétique. Thèse couronnée au concours de l'enseignement supérieur pour 1888—1889. Bruxelles 1890.

Auguste Lameere, La réduction karyogamique dans l'ovogenèse. Bull. de l'acad. de Belgique. 3me sér. t. XVIII. 1889.

Mark, E. L., Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bullet. of the museum of comp. Zool. at. Harvard college. Vol. VI. 1881.

Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Archives de zool. expériment. 2me sér. Bd. VII.

Sedgwick Minot, Account of the recent investigations of embryologists on the formation of the germinal layers and of the phenomene of impregnation among animals. Proc. Bost. soc. nat. hist. XIX. 1877.

Munk, H., Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. IX. 1858.

Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München 1884.

Nussbaum, M., Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 18.

Derselbe, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, ein Beitrag zur Lehre von der Vererbung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 23.

Derselbe, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 26. 1886.

Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zelltheilung. Internationale Monatsschrift f. Anatomie u. Histologie. Bd. III. 1886.

Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilungserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 33. Heft 1 u. 2.

Derselbe, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralblatt Bd. VIII. 1888/89.

Derselbe, Ueber die Bildung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralblatt Bd. VIII. 1888/89.

Rabl, K., Ueber Zelltheilung. Morph. Jahrbuch Bd. X. 1885.

Reichert, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Archiv für Anatomie, Physiologie etc. 1847.

Sachs, J., Stoff und Form der Pflanzenorgane. Arbeiten des botanischen Instituts in Würzburg. Bd. 2.

Schneider, A., Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.

Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.

Derselbe, Ueber Kern- u. Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.

de Vries, Hugo, Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.

Waldeyer, Ueber Karyokinese u. ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 32. 1888.

Weismann, August, Ueber die Dauer des Lebens. 1881.

Derselbe, Ueber Vererbung. 1883.

Weismann, August, Ueber Leben und Tod. 1883.

Derselbe, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. 1885.

Derselbe, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektions-Theorie. 1886.

Derselbe, Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. 1887.

Derselbe, Zur Frage nach der Unsterblichkeit der Einzelligen. Biologisches Centralblatt. Bd. IV.

Derselbe, Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen. Biologisches Centralblatt. Bd. X. 1890.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I, II, III u. IV.

Tafel I.

Alle Figuren beziehen sich auf Ascaris megalocephala univalens (Typus van Beneden) und sind bei Zeiss Apochrom. Homog. Immersion 2,0 mm, Apert. 1,30 Oc. 6 gezeichnet. Die Präparate waren in Picrinessigsäure conservirt.

Fig. 1. Kleine Ursamenzelle aus dem Anfang der Keimzone. Pi. Es.

Fig. 2. Ursamenzelle in Vorbereitung zur Theilung mit Kernfaden. Pi. Es.

Fig. 3. Ursamenzelle mit Kernspindel, die schräg zur Horizontalebene gestellt ist, mit zwei Polkörperchen und zwei Kernschleifen. Pi. Es.

Fig. 4 u. 5. Ursamenzelle mit Kernspindel, zwei Kernschleifen und zwei Polkörperchen. Die Spindel wird von der Seite gesehen. Pi. Es.

Fig. 6. Ursamenzelle mit Kernspindel, die schräg zur Horizontalebene gestellt ist, mit zwei Polkörperchen und zwei Kernschleifen. Pi. Es.

Fig. 7. Zwei Zwischenkörperchen (corps résiduels) aus der Mitte der Keimzone. Pi. Es.

Fig. 8 u. 9. Zwei Samenmutterzellen mit ruhendem Kern aus dem Anfang der Wachsthumszone. Pi. Es.

Fig. 10. Bläschenförmiger Kern einer grösseren Samenmutterzelle aus der Mitte der Wachsthumszone. Pi. Es.

Fig. 11 u. 12. Bläschenförmiger Kern einer ausgewachsenen Samenmutterzelle aus dem Endstück der Wachsthumszone.

Fig. 13. Samenmutterzelle aus der Mitte der Wachsthumszone.

Fig. 14. Samenmutterzelle aus dem Anfang der Theilzone in Vorbereitung zur Theilung.

Fig. 15. Samenmutterzelle aus der Theilzone. Zeigt das erste Auftreten der Polkörperchen.
Fig. 16. Samenmutterzelle aus der Theilzone. Zeigt das erste Auftreten der Polkörperchen.
Fig. 17 u. 18. Zwei Kerne von Samenmutterzellen aus der Theilzone zeigen die Bildung der zu einem Stern verbundenen chromatischen Elemente.
Fig. 19. Kern einer Samenmutterzelle aus dem Anfang der Theilzone. Zeigt Bildung des Kernfadens.
Fig. 20. Kern mit Bildung von vier Kernfäden, die zu einer Sternfigur angeordnet sind. Nucleolus in Abnahme begriffen.
Fig. 21 u. 22. Kern auf einem wenig weiter vorgerückten Stadium der Fadenbildung. Nucleolus noch mehr verkleinert, einige kleine Nebennucleolen.
Fig. 23. Samenmutterzelle mit zwei Polkörperchen an zwei entgegengesetzten Stellen des bläschenförmigen Kerns, in dessen Mitte aus der chromatischen Substanz ein Bündel von vier Stäbchen entstanden ist.
Fig. 24. Etwas älteres Entwicklungsstadium einer Samenmutterzelle, als Fig. 23 zeigt. Das Kernbläschen etwas geschrumpft, die zwei Polkörperchen weiter auseinander gerückt; von den vier chromatischen Elementen sind je zwei einem Polkörperchen zugekehrt.
Fig. 25. Samenmutterzelle kurz vor der ersten Theilung nach Auflösung der Kernmembran.
Fig. 26. Samenmutterzelle im Beginn der Theilung. Je zwei chromatische Elemente sind den Polen näher gerückt. Die Polkörperchen haben sich in zwei Tochterpolkörperchen gespalten, welche bei der zweiten Theilung in Wirksamkeit treten.
Fig. 27, 28 u. 29. Drei Kerne von Samenmutterzellen, welche das erste Auftreten der Polkörperchen zeigen. Die vier chromatischen Elemente zu einer Sternform vereint. Rest vom Nucleolus.
Fig. 30. Kern mit vier zu einem Stern verbundenen chromatischen Elementen.
Fig. 31. Kern mit zwei nahe zusammengelegenen Polkörperchen, von denen nur eines in der Zeichnung zu sehen ist.
Fig. 32. Ein wenig älteres Stadium, als Fig. 31; die Polkörperchen sind an entgegengesetzte Seiten der Kernblase gerückt.
Fig. 33. Kern auf demselben Stadium, wie in Fig. 24.
Fig. 34. Kern mit einem Bündel von vier chromatischen Stäbchen, die sich stark verkürzt haben.
Fig. 35. Theilungsstadium nach Auflösung der Kernmembran entsprechend der Fig. 25.
Fig. 36. Samenmutterzelle auf dem Stadium der Durchschnürung; durch Zerzupfung ist die eine Tochterzelle zerstört, ihre zwei chromatischen Elemente sind isolirt und hängen noch durch

Lininfäden mit den entsprechenden Elementen der anderen Tochterzelle zusammen.

Fig. 37. Die chromatischen Elemente einer Samenmutterzelle, die sich auf dem in Fig. 26 abgebildeten Theilungsstadium befindet, schräg vom Pol der Theilungsfigur aus gesehen.

Fig. 38. Keimbläschen eines Eies von Ascaris meg. univalens, welches sich von der Rhachis ablöst.

Tafel II.

Alle Figuren beziehen sich auf Ascaris megalocephala bivalens (Typus Carnoy) und sind bei Zeiss Apochrom. Homog. Immers. 2,0 mm, Apert 1,30, Oc. 6 gezeichnet.

Die Figuren 1—5, 11—13, 16—18, 24—26, 28—33 sind nach Präparaten gezeichnet, die in dem starken Flemming'schen Chromosmiumgemisch conservirt waren, die übrigen Figuren nach Picrinessigsäurepräparaten.

Fig. 1 u. 2. Zwei Ursamenzellen auf dem Spindelstadium vom Pol der Theilungsfigur aus gesehen. Man erblickt die vier Chromatinschleifen in einer Ebene neben einander. Chr. Osm. Es.

Fig. 3. Ursamenzelle mit einer Spindel von der Seite gesehen. Zwei Polkörperchen, vier Kernschleifen. Chr. Osm. Es.

Fig. 4. Ursamenzelle mit ruhendem Kern. Chr. Osm. Es.

Fig. 5. Samenmutterzelle aus dem Anfang der Wachsthumszone. Chr. Osm. Es.

Fig. 6. Eine ebensolche Zelle in Picrinessigsäure conservirt.

Fig. 7. Kern einer Samenmutterzelle aus dem Anfang der Theilzone zeigt die ersten Vorbereitungen zur Theilung. Die chromatische Substanz ist in Fäden angeordnet, die in zwei Gruppen auseinander weichen. Erstes Auftreten der Polkörperchen. Rückbildung des Nucleolus. Picr. Es.

Fig. 8 u. 9. Kerne von Samenmutterzellen aus derselben Gegend der Hodenröhre wie Fig. 7. Die chromatische Substanz ist jetzt deutlich in zwei Gruppen von je vier langen Kernfäden gesondert, die sich in der Mitte ihres Verlaufes kreuzen. Picr. Es.

Fig. 10. Samenmutterzelle aus dem Anfang der Theilzone. Man sieht in der Kernblase zwei Gruppen von je vier Chromatinfäden, die sich im Vergleich zu Fig. 7 und 8 etwas verkürzt haben; ferner ein Polkörperchen und Reste des Nucleolus. Picr. Es.

Fig. 11. Samenmutterzelle auf einem etwas weiter vorgerückten Entwicklungsstadium als Fig. 10. Die Chromatinfäden haben sich noch mehr verkürzt und sind dicker geworden. Zwei Polkörperchen liegen in geringem Abstand von einander der Kernblase dicht auf. Chr. Osm. Es.

Fig. 12 u. 13. An Fig. 11 anschliessende Entwicklungstadien der Kernfigur. Die Polkörperchen sind nach entgegengesetzten Seiten der Kernblase auseinander gerückt und haben sich dabei von

ihrer Oberfläche weiter entfernt. Der Nucleolus ist bis auf einen ganz kleinen Rest geschwunden. Die acht Chromatinfäden sind stark verkürzt und zu dicken, etwas gekrümmten Stäbchen umgewandelt, die zu je vier in einem Bündel vereint sind. Je nachdem man das Bündel von der Seite, von oben oder schräg erblickt, entstehen verschiedene Bilder. Chr. Osm. Es.

Fig. 14. Bläschenförmiger Kern, der sich etwa auf demselben Stadium wie Fig. 12 befindet, in Picrinessigsäure conservirt.

Fig. 15. Verschiedene Ansichten eines aus vier chromatischen Elementen bestehenden Bündels von bläschenförmigen Kernen, die sich auf dem in Fig. 13 und 14 dargestellten Stadium befinden. a. Ansicht des Bündels von oben. b. Das Bündel schräg gesehen. Chr. Osm. Es. c. Seitliche Ansicht des Bündels. Pi. Es.

Fig. 16. Bläschenförmiger Kern auf dem Stadium der Fig. 14. Die zu zwei Bündeln gruppirten chromatischen Elemente schräg gesehen. Chr. Osm. Es.

Fig. 17. Bläschenförmiger Kern auf einem Stadium, das zwischen Fig. 10 und Fig. 11 einen Uebergang bildet. Chr. Osm. Es.

Fig. 18. Ein an Fig. 17 sich anschliessendes älteres Stadium mit an entgegengesetzten Seiten des bläschenförmigen Kerns gelagerten Polkörperchen. Chr. Osm. Es.

Fig. 19. Ein noch älteres Stadium als Fig. 18. Die Polkörperchen sind vom bläschenförmigen Kern weit abgerückt. Von den zwei Bündeln der chromatischen Elemente ist nur das eine zu sehen, da das andere tiefer liegt und verdeckt wird. Picr. Es.

Fig. 20. Dasselbe Stadium wie Fig. 19. Die zwei Bündel von Chromatinstäbchen sehen in Folge intensiverer Färbung, durch welche die einhüllende Lininsubstanz mit gefärbt ist, wie Klumpen aus, die mit Höckern bedeckt sind. Picr. Es.

Fig. 21. Kerntheilungsstadium nach Auflösung der Kernmembran. Zwischen zwei Polkörperchen liegen zwei Gruppen von vier chromatischen Elementen. Picr. Es.

Fig. 22. Ein Bündel chromatischer Elemente nach Auflösung der Kernblase. Picr. Es.

Fig. 23. Ein etwas weiter vorgerücktes Kerntheilungsstadium, als in Fig. 21 dargestellt ist. In jedem Bündel haben sich die chromatischen Elemente so angeordnet, dass zwei nach dem einen, zwei nach dem andern Polkörperchen zugewandt sind. Picr. Es.

Fig. 24—26. Drei auf einander folgende Stadien in der Theilung der Samenmutterzellen. Chr. Osm. Es.

Fig. 24. Je zwei chromatische Elemente jedes Bündels sind nach den beiden Polkörperchen gerichtet. Letztere sind weit auseinander gerückt.

Fig. 25. Die den Polen zugekehrten Elemente der zwei Bündel weichen nach entgegengesetzten Richtungen auseinander, wobei sich zarte Lininfäden zwischen ihnen ausspannen.

An jedem Pol hat sich das Polkörperchen in zwei Tochterpolkörperchen für die nächste Theilung gespalten.

Fig. 26. Die beiden Gruppen von je vier chromatischen Elementen sind weit auseinander in die Nähe der Polkörperchen gerückt. Die Samenmutterzelle zeigt an ihrer Oberfläche eine tiefe Einschnürung, welche schon in Fig. 25 im Entstehen begriffen ist.

Fig. 27. Dasselbe Stadium wie Fig. 26 nach einem Picrinessigsäurepräparat.

Fig. 28, 29, 30. Drei bläschenförmige Kerne aus dem Anfang der Theilzone. Die chromatische Substanz hat sich von den Wandungen der Kernblase zurückgezogen und ordnet sich zu einem Fadenknäuel an, in welchem man oft zwei dünne, mit Varicositäten bedeckte Fäden eine Strecke weit parallel verlaufen sieht.

Fig. 31. Kern einer Samenmutterzelle aus der Wachsthumszone. Chromatische Substanz namentlich an der Wand der Kernblase ausgebreitet und an einer Stelle einen Klumpen bildend. Grosser Nucleolus.

Fig. 32. Samenmutterzelle, in deren Protoplasma die Ablagerung von Dotterkörnchen begonnen hat.

Fig. 33. Gruppe der vier chromatischen Elemente des in Fig. 26 abgebildeten Stadiums vom Pol der Theilungsfigur aus gesehen.

Fig. 34. Kern der Samenmutterzelle aus dem Anfang der Wachsthumszone mit stäbchenförmig beschaffenem Nucleolus auf demselben Stadium, wie die in Fig. 5 und 6 dargestellten Samenmutterzellen.

Fig. 35. Zwischenkörperchen (corps résiduels, verkümmerte Samenmutterzellen) aus verschiedenen Abschnitten der Hodenröhre.
a, b aus der Keimzone,
c, d aus der Wachsthumszone,
e, f aus der Theilzone.

Tafel III.

Die Figuren 1—21 beziehen sich auf Ascaris megalocephala univalens, die Figuren 22—40 auf Ascaris megalocephala bivalens. Sie sind bei Zeiss Apochrom. Homog. Immers. 2,0 mm, Apert. 1,30, Oc. 6 gezeichnet.

Die Figuren 1—11 und 15 sind nach Präparaten gezeichnet, die in dem schwachen Flemming'schen Chromosmiumgemisch conservirt worden waren. Die Figuren 12—14, 16—21, 26 nach Picrinessigsäurepräparaten, die Figuren 22—25, 27—28, 32 nach Platinchloridpräparaten. Die übrigen nach Chromosmiumpräparaten (starke Flemming'sche Mischung).

Fig. 1—4 Kerne von Samenmutterzellen aus der Wachsthumszone, behandelt mit schwachem Chromosmiumgemisch von Flemming. Fig. 4. Einzelne Nucleolen.

Fig. 5 u. 6. Kerne von Samenmutterzellen aus dem Ende der Wachsthumszone. Schwaches Gemisch von Chr. Osm. Es.

Fig. 7. Kern einer Samenmutterzelle aus dem Anfang der Wachsthumszone. Chromatische Substanz hat sich von der Kernwand zurückgezogen. Schwaches Gemisch von Chr. Osm. Es.

Fig. 8. Kern mit zwei Polkörperchen. Chromatische Substanz bildet eine Sternfigur. Schwaches Gemisch von Chr. Osm. Es.

Fig. 9 u. 10. Zwei Kerne von Samenzellen aus der Mitte der Theilzone. Der bläschenförmige Kern, dessen Wand sich in Fig. 10 an zwei Stellen aufzulösen beginnt, enthält vier chromatische Elemente. Die Polkörperchen liegen an zwei entgegengesetzten Seiten des Kerns und sind von der Kernmembran weiter abgerückt. Schwaches Gemisch von Chr. Osm. Es.

Fig. 11. Theilungsstadium. Je zwei chromatische Elemente sind nach einem der Polkörperchen gerückt. Schwaches Gemisch von Chr. Osm. Es.

Fig. 12. Aus der ersten Theilung der Samenmutterzelle hervorgegangene Tochterzelle mit zwei chromatischen Elementen und mit zwei durch Theilung entstandenen Polkörperchen. Picr. Es.

Fig. 13. Die Polkörperchen einer Tochterzelle allein. Picr. Es.

Fig. 14. Die Polkörperchen einer Tochterzelle sind weiter auseinander gerückt und ebenso haben sich die chromatischen Elemente von einander entfernt. Picr. Es.

Fig. 15. Ein weiteres Entwicklungsstadium einer Tochterzelle. Die Polkörperchen sind weit auseinander gerückt. Die zwei chromatischen Elemente liegen in der Mitte zwischen ihnen. Schwaches Gemisch von Chr. Osm. Es.

Fig. 16—18. Drei auf einander folgende Stadien im Theilungsprocess der Tochterzelle der Samenmutterzelle. In Fig. 16 hat sich je eines der beiden chromatischen Elemente nach einem Polkörperchen gekehrt. In Fig. 17 sind die beiden chromatischen Elemente nach entgegengesetzten Richtungen auseinander gewandert und nur noch durch einen dünnen Lininfaden verbunden. Die Zelle beginnt sich einzuschnüren. In Fig. 18 ist dasselbe Stadium wie in Fig. 17 dargestellt, nur ist die Zelle so gelagert, dass die chromatischen Elemente ihre schmale Seite dem Beobachter zukehren. Picr. Es.

Fig. 19. Aus der zweiten Theilung der Samenmutterzelle entstandene Samenzelle (noch ohne Cytophor). Picr. Es.

Fig. 20. Samenzelle nach Ablösung vom Cytophor mit kugligem, compactem Samenkern. Picr. Es.

Fig. 21. Samenzelle aus dem Samenleiter zeigt grosse Veränderungen in der Beschaffenheit der Concremente, die zu grösseren, oberflächlich gelegenen Körpern verschmolzen sind. Picr. Es.

Fig. 22—25. Vier aufeinander folgende Theilungsstadien der Samenmutterzellen von Asc. meg. bivalens. Erste Theilung. Zupfpräparat. Erhärtung in Platinchlorid 0,5. Essigs. 0,2.

Fig. 26. Die vier chromatischen Elemente kurz vor dem Abschluss der Theilung vom Pol aus gesehen. Picr. Ess.

Fig. 27 u. 28. Aus der ersten Theilung der Samenmutterzelle hervorgegangene Tochterzellen, in Vorbereitung zur zweiten Theilung. Zupfpräparat. Platinchlorid 0,5. Essigs. 0,2.

Fig. 29. Aus erster Theilung entstandene Tochterzelle einer Samenmutterzelle. Das Polkörperchen hat sich getheilt in zwei Tochterpolkörperchen, die auseinander gerückt sind. Chr. Osm. Es.

Fig. 30 u. 31. An Fig. 29 anschliessende Stadien, die zur zweiten Theilung führen. Polkörperchen weiter auseinander gewichen. Die vier chromatischen Elemente in zwei Gruppen zu zwei gesondert und in Umlagerung begriffen. Fig. 30 vom Pol aus gesehen, so dass die Polkörperchen über den chromatischen Elementen liegen. Chr. Osm. Es.

Fig. 32. Noch weiter als in Fig. 33 vorgerückte Theilung. Isolationspräparat. Platinchlorid 0,5. Essigs. 0,2.

Fig. 33. Zweite Theilung der Samenmutterzelle. Chr. Osm. Es.

Fig. 34. Vorbereitungsstadium der zweiten Theilung. Chr. Osm. Es.

Fig. 35 u. 36. Abgelöste Samenzellenträger zu vier verbunden. Aus dem Anfang des Samenleiters.

Fig. 37. Aus der zweiten Theilung entstandene Samenzelle unmittelbar nach der Theilung.

Fig. 38. Samenzelle einige Zeit nach der Theilung mit zwei chromatischen Elementen.

Fig. 39. Samenzelle, in der sich die zwei chromatischen Elemente zu einem kugligen Körper verbunden haben.

Fig. 40. Kugliger Kern einer Samenzelle, der noch die Zusammensetzung aus zwei Hälften zeigt.

Tafel IV.

Die Figuren 1, 2, 5, 8 sind bei schwacher Vergrösserung, die übrigen bei Zeiss, Apochrom. Homog. Immersion 2,0, Apert. 1,30, Oc. 6 gezeichnet.

Fig. 1. Querschnitt durch eine der feinsten Hodenröhren in der Keimzone. Der zellige Bau der Wandungen der Hodenröhre ist, ebenso wie in den Figuren 2, 4, 5, 6, 7, nicht mit gezeichnet.

Fig. 2. Querschnitt durch eine feinste Eierstocksröhre der Keimzone.

Fig. 3. Ruhender Kern eines Ureies aus der Keimzone der Eiröhre Vergröss. (Homog. Imm. 2,0.)

Fig. 4. Junge Eizelle aus dem Anfang der Wachsthumszone.

Fig. 5. Querschnitt durch eine Eierstocksröhre aus dem Anfang der Wachsthumszone.

Fig. 6. Querschnitt durch eine Eierstocksröhre aus der Mitte der Wachsthumszone.

Fig. 7. Querschnitt durch eine etwas dickere Hodenröhre im Bereich der Keimzone.

Fig. 8. Längsschnitt durch eine dickere Hodenröhre im Bereich der Keimzone.

Fig. 9. Kern in Vorbereitung zur Theilung mit Fadenbildung von einem Urei aus der Keimzone des Eierstocks.

Fig. 10. Urei aus der Keimzone von Ascaris megalocephala bivalens. Spindel mit vier Mutterschleifen.

Fig. 11. Desgleichen mit vier Mutterschleifen, die sich in Tochterschleifen gespalten haben.

Fig. 12 u. 13. Ureier aus der Keimzone von Ascaris megalocephala univalens mit zwei Mutterschleifen. Fig. 12 bei seitlicher Ansicht der Spindel. Fig. 13 bei Ansicht der Spindel vom Pol aus.

Fig. 14. Urei aus der Keimzone von Ascaris megalocephala bivalens mit vier Mutterschleifen vom Pol der Spindel aus gesehen.

Fig. 15. Zu einem Bündel angeordnete vier chromatische Elemente vom Ei von Ascaris megalocephala bivalens kurze Zeit nach der Befruchtung nach Auflösung der Membran des Keimbläschens.

Fig. 16. Zwei Bündel von je vier chromatischen Elementen aus einem Ei von Ascaris megalocephala bivalens kurze Zeit nach der Befruchtung und nach Auflösung der Kernmembran.

Fig. 17. Desgleichen bei etwas anderer Lage der Bündel.

Fig. 18. Drei Zwischenkörperchen aus dem Anfang der Eiröhre von Ascaris megalocephala.

Die Entwicklung der Urnieren beim Menschen.

Von

Dr. Hans Meyer,
Docent der Geburtshülfe und Gynäkologie in Zürich.

Hierzu Tafel V u. VI.

Die embryologische Forschung ist durch die neueren Fortschritte der mikroskopischen Technik bedeutend erleichtert und die Zuverlässigkeit ihrer Ergebnisse wesentlich erhöht worden. Verbesserte Methoden der Fixirung, Härtung und Einbettung, der Schnittführung und Färbung erlauben heutzutage Resultate zu erreichen, welche vor 10 Jahren Glück, Geschick und Ausdauer

vereint nicht zu Stande brachten. Fehlerlose Serien feinster Schnitte von Embryonen jeden Alters werden fast spielend hergestellt. — Diesen Fortschritten ist es grösstentheils zu verdanken, dass das Studium der ersten Organanlagen durch fast alle Thierklassen hindurch in den letzten Jahren mit so viel Eifer und Erfolg an Hand genommen wurde.

Die Embryologie des Menschen musste dabei aus nahe liegenden Gründen etwas zu kurz kommen. Das verwerthbare Untersuchungsmaterial, welches dem einzelnen Forscher durch Zufall und gutes Glück in die Hände fällt, ist eben immer nur spärlich und steht in Bezug auf den Erhaltungszustand meist hinter dem leicht zu gewinnenden Material von Thieren zurück. Insbesondere gilt dies von den frühesten Entwicklungsstufen.

Die aus den ersten Schwangerschaftsmonaten stammenden Embryonen können nur dann von vorneherein als wohlerhalten und für die mikroskopische Untersuchung vollkommen brauchbar gelten, wenn man entweder Gelegenheit hatte, das Ei noch in utero eingeschlossen, durch eine Exstirpatio uteri zu gewinnen, oder wenn dasselbe in Folge Einwirkung einer groben mechanischen Gewalt sich gelöst und nach Berstung der Decidua reflexa, ohne die Abschälung des Decidua-Sackes abzuwarten, ausgetreten war. Wenn längere Zeit vor der Ausstossung blutiger Abfluss bestand, die Lösung des Eies also nur nach und nach durch Trennung in der Decidua erfolgte, so kommt man mit grösster Wahrscheinlichkeit nicht zu einem frischen, für die Untersuchung untadelhaften Embryo. Entweder war er in utero abgestorben, während das Ei theilweise weiter ernährt wurde, oder er ist, nachdem die Fruchtblase, vielleicht in Folge krankhaft gesteigerter Absonderung von Inhaltsflüssigkeit oder Entartung der Eihäute, gesprungen war, herausgeschwemmt worden und unfehlbar verloren gegangen. Im ersteren Falle findet man hie und da einen gelblichen, spröden Embryo, welcher trotz Erhaltung der äusseren Gestalt ganz untaugliche mikroskopische Bilder gibt; meist aber ist er defect oder die unversehrte Fruchthülle enthält nur einzelne Bruchstücke, andere Male auch nicht eine Spur von einem Embryo: er ist zerfallen und resorbirt worden. Mit dem zweiten Falle haben wir es meist zu thun, wenn im Innern des geborstenen Eies nur noch der Stummel eines Nabelstranges angetroffen wird.

Es kommt noch dazu, dass gar leicht so zarte Gebilde, wie

jüngste Embryonen sie darstellen, durch zu lange oder ungeeignete Conservirung leiden.

Deshalb sollte stets der Schilderung eines Embryo, welche auf volle Berücksichtigung Anspruch machen will, eine Angabe über die Herkunft der Frucht, über den Verlauf des Abortus und jedenfalls über die Methoden der Conservirung und die weitere Behandlung beigefügt werden. — Zur Gewinnung einer zuverlässigen Scala für die Altersbestimmung so junger Embryonen wäre eine Messung im frischen Zustande oder doch nach Einwirkung solcher Reagentien, deren schrumpfende Wirkung auf die Gewebe im Allgemeinen bekannt ist, sehr wünschenswerth. Das Maass sollte stets, nach der üblichen Weise, durch die längste Gerade, welche durch den Embryo gezogen werden kann, mit Bezeichnung ihrer Endpunkte, ausgedrückt werden.

Nachdem ich in weit über hundert Abortiveiern, welche ich in den letzten Jahren in frischem Zustande zu untersuchen Gelegenheit hatte, erfolglos nach einem brauchbaren Embryo aus dem ersten Schwangerschaftsmonate gesucht hatte, spielte mir der Zufall in letzter Zeit kurz nach einander zwei solche Embryonen in ganz untadelhaftem Zustande in die Hände. Der eine derselben ist zugleich der jüngste, den ich je zu sehen bekommen habe. Ich gewann ihn durch künstlichen Abortus bei einer Frau, die wegen einer Geschwulst kein lebendes Kind gebären konnte.

Nachdem die Periode, welche sonst nach 4, hie und da nach 5 Wochen einzutreten pflegte, 18 Tage über die 4 Wochen ausgeblieben war, wurde eine mit nasser Watte umwickelte Sonde in's cavum uteri eingeführt und einige Male vor und zurückgezogen und herumgedreht; hierauf ein dicker Laminariastift eingelegt. Nach etwa 10 Stunden erfolgten Wehen, welche aber nach Entfernung der Laminaria wieder fast ganz sistirten. Erst am nächsten Tage wurde das unversehrte Ei, ohne den Deciduasack, geboren.

Das Ei stellte ein zottiges Säckchen von 22 mm Durchmesser dar. Nur an einer etwas über linsengrossen Stelle fehlten die Zotten fast ganz, so dass durch dieses Fensterchen der Inhalt überschaut werden konnte. Er bestand aus einer wasserklaren Flüssigkeit, in welcher ein winzig kleiner Fötus flottirte. Man mochte aber das Ei drehen, wie man wollte, der Embryo

blieb stets an einer bestimmten Wandstelle liegen. — Bei Eröffnung des Chorions floss das Wasser ab; der Embryo blieb an seinem Platze am Chorion haften; ein kurzer, dicker, aber wegen seiner vollkommenen Durchsichtigkeit kaum wahrnehmbarer Stiel verband ihn dort mit der Innenfläche des Chorion.

Das sehr zarte Amnion lag dem Fötus ganz dicht an. Ein wässeriger Inhalt desselben war nicht zu constatiren. Das Nabelbläschen, ein schlaff angefülltes, etwa 4 mm breites Säckchen, war kurz gestielt. Eine freie Allantois konnte nicht wahrgenommen werden.

Der Embryo selbst maass vom Scheitelhöcker zur Steisskrümmung 4,25 mm. Eine ideale Längsachse vom Vorderkopf zum Schwanzende an dem aus den Querschnitten reconstruirten Embryo ergab eine Länge von 6,04 mm. Er besass schneeweisse Farbe und war nur stellenweise durchsichtig. Seine Consistenz war, aus dem Verhalten beim Umwenden in sehr wenig Flüssigkeit zu schliessen, ziemlich derb.

Mit Benützung der Lupe und unter Zuhilfenahme der Reconstruction aus den mikroskopischen Schnitten stellte ich die auf Tafel V, Fig. 1, dargestellte Skizze des im Amnion eingeschlossenen Embryo her. — Ueber die äussere Gestalt liessen sich folgende Einzelheiten erheben.

In einem Winkel, welcher wenig mehr als ein rechter beträgt, stossen Kopf- und Rumpftheil des Embryo in der Nackenkrümmung zusammen. Die beiden Schenkel dieses Winkels zeigen fast gestreckten Verlauf. Dem Rumpftheil schliessen sich in fast kreisrunder Krümmung die Beckengegend und das Schwanzende an. Der Rumpftheil, Becken und Schwanz abgerechnet, übertrifft den Kopftheil nur um weniges an Länge; an Masse steht er weit hinter demselben zurück. Seine obere Hälfte wird durch die Vorwölbung des Herzens etwas ansehnlicher; Bauch- und Lendenabschnitt sind sehr schlank.

An der Gestalt des Vorderkopfes kann man bereits das Mittelhirn an der Bildung des Scheitelhöckers erkennen. Das vorderste Ende des Kopfes mit dem Vorderhirn überragt den Eingang in das Darmrohr. Seitlich wird die zum Munde bestimmte Oeffnung von den noch weit von einander abstehenden Oberkieferfortsätzen begrenzt. Letztere sind durch eine Furche von den einander schon ziemlich nahe tretenden Unterkieferfortsätzen ge-

trennt. Darauf folgen nach unten die am meisten vortretenden Zungenbeinbogen; dann der kleine dritte Kiemenbogen. Der vierte Bogen ist nicht erkennbar; selbst auf den mikroskopischen Bildern ist er nur als kleine, gefässhaltige Hervorragung wahrzunehmen.

Die Anlage des Herzens bildet einen breiten, ventralwärts abgerundeten Wulst, welcher, nach den Schnitten, ein wenig nach links hinübergedrängt erscheint.

Das Schwanzende überragt den eigentlichen Beckentheil, d. h. die nach unten abgeschlossene Bauchhöhle um 0,6 mm. An seiner Basis, also am Uebergang des Beckentheils in's Schwanzstück, bezeichnet ein ventral- und lateralwärts vorragender kleiner rundlicher Wulst die Anlage der unteren Extremität. Von der oberen Extremität ist keine Andeutung zu sehen.

Am Rumpf- und Beckentheile zeichnen sich jederseits vier längsverlaufende, durch seichte Furchen markirte Zonen. Die unpaare, schmale Rückenzone entspricht dem Centralnervensystem; die nächste zeigt deutliche Segmentirung[1]) und liegt über der Segmentalplatte. Die dritte bezeichnet eine Ausbuchtung der Bauchwand an der Stelle, wo die Wolff'schen Körper liegen. Die vierte entspricht dem Uebergang der Bauchwand in den Bauchstiel.

Weder Kopf- noch Schwanzende weichen von der Sagittalebene ab. Die Randzone der Bauchwand ist in der ganzen Länge der Beckengegend rinnenartig eingedellt.

Das Darmrohr steht noch in offener Verbindung mit der Nabelblase. Die Oeffnung desselben ist ein 0,03 mm breiter und 0,06 mm langer, in der Körperlänge liegender Schlitz. — Der Nabel, d. h. die noch nicht geschlossene Bauchwand, deren Ränder in's Amnion übergehen, bildet eine weite, schlitzartige Oeffnung. Sie beginnt hinten, unmittelbar hinter dem Austritt der Allantois und ihrer Gefässe, erweitert sich am Bauchtheil sehr bedeutend und läuft dann nach vorn allmählich wieder aus, so zwar, dass fast das ganze untere Drittel des Herzens durch eine breite Spalte zu sehen ist (s. Fig. 1).

Was das Alter des Embryo betrifft, so deutet seine geringe Grösse und Entwicklung darauf hin, dass das Ei, aus dem er

1) Ich habe versäumt, die Segmente zu zählen.

hervorgegangen ist, gewiss nicht bei der zuletzt eingetretenen Periode ausgestossen wurde, sondern von der zuerst ausgebliebenen Menstruation stammt. Er ist demnach mindestens 18 und höchstens 21 Tage alt. Einen Fehler könnte in diese Berechnung nur der Umstand bringen, dass bei der betreffenden Frau vielleicht auch dies Mal, wie schon zu wiederholten Malen früher, der Eintritt der Periode erst nach 5 Wochen erfolgt wäre. In diesem Falle könnte dann der Embryo noch jünger geschätzt werden.

Der II. Embryo ist etwas älter als der eben beschriebene. Er ging am 28. Tage nach der erst ausgebliebenen Periode, wie mir die Frau angab, in Folge eines Sturzes ab. Das unversehrte Ovulum fand ich mit wenig geronnenem Blut in der Vagina, als ich die Frau, welche zum ersten Mal zwei Jahre vorher mit der Zange entbunden worden war, etwa 24 Stunden nach dem angeblichen Fall wegen heftiger Kreuzschmerzen und leichter Blutung untersuchte. Doppelseitige tiefe Cervicalrisse, von der ersten Geburt herrührend, hatten offenbar die Ausstossung des aus der Decidua gelösten Eies erleichtert.

Das Ei hatte $4^1/_2$ cm im Durchmesser und war nur an einer kleinen Stelle von Zotten entblösst. Durch das vollkommen durchsichtige Chorion sah man in der wasserklaren Chorionflüssigkeit den Foetus schwimmen; an einem kurzen Stiel war er an einer Stelle der Wandung befestigt.

Fig. 2 auf Tafel V gibt ein Bild des Embryo. Er ist von einem nur wenig abgehobenen, zarten Amnion, in dessen Inneren wiederum keine Flüssigkeit constatirt werden konnte, umhüllt. Der Bauchstiel ist dick und ganz durchsichtig. In ihm verläuft ein dünner, 6 mm langer Faden zu dem 5 mm breiten, rundlichen Nabelbläschen. Wie die Reconstruction ergibt, erweitert sich die Allantois ausserhalb des Körpers spindelartig, um dann spitz zulaufend zu enden (s. Fig. 2). Dabei ist sie aber ganz im Gewebe des Bauchstiels eingeschlossen.

Der Embryo misst 8 mm, von der Nacken- zur Steisskrümmung. Die ideale Längsachse vom Vorderkopf zum Schwanzende beträgt an dem aus den Querschnitten reconstruirten Embryo 13,33 mm. Er zeigt weisse Farbe; nur das Herz sticht als braunschwarzer Wulst hervor. Seine Consistenz ist derb, so dass sich beim Umdrehen seine Gestalt nicht verändert. — Seine Aufrollung

ist im Vergleich zu derjenigen des jüngeren Embryo in der Art beträchtlicher geworden, dass zu der ungefähr gleich starken Nacken- und Steisskrümmung sowohl am Kopf-, als am Rumpftheil, an beiden ungefähr in der Mitte, neue Krümmungen hinzugekommen sind. Zugleich hat sich das Schwanzende verlängert. Dadurch haben sich Kopf und Schwanz fast bis zur Berührung genähert. Beide Extremitäten sind als kleine flossenartige Stummel ohne irgend welche Gliederung angelegt. Die Anlage der Augen ist deutlich zu sehen. Der Bauchstiel geht nach rechts ab und bedeckt bei der Ansicht von rechts das nach links gewendete Schwanzende. Das Kopfende ist nur ganz wenig nach rechts geneigt. Das Darmrohr ist ganz geschlossen.

Der Nabel hat sich bedeutend verkleinert. Der Ansatz des Amnion schliesst sich an den Austritt der Nabelgefässe und den feinen ductus omphalo-entericus an.

Das Alter dieses Embryo ist nach den Angaben der Frau auf 28—31 Tage anzusetzen. Auch dieser muss, der Entwicklung nach zu urtheilen, einem bei der zuerst ausgebliebenen Menstruation abgelösten Ei entstammen.

Es ist noch nicht so lange her, dass man so seltene Präparate, wie unversehrte menschliche Eier aus dem ersten Schwangerschaftsmonat, einfach als Cabinetstücke aufbewahrte oder einem Embryologen von Fach in mehr oder weniger gutem Zustande einlieferte. Heutzutage eröffnet uns die Vervollkommnung der Mikroskopie im letzten Decennium so verlockende Aussichten auf Entdeckung neuer Thatsachen in einem Gebiete, welches fast ausschliesslich auf die mikroskopische Untersuchung angewiesen ist, dass wir es nicht über uns bringen, solche Stücke unangetastet in den Präparatenschrank zu stellen. Die mikroskopische Technik ist aber auch dermassen Allgemeingut geworden, dass derjenige, welcher es unternimmt, solch werthvolle Objecte selbst zu untersuchen, nicht von vorneherein des Vandalismus bezichtigt werden darf.

Bei der mikroskopischen Untersuchung meiner Embryonen zog ich das vorzügliche Verfahren in Anwendung, welches Herr Prof. Gaule in Zürich nunmehr für alle frischen Präparate benützt. Sie werden nach Eröffnung des Chorions sofort mit einer stets vorräthig gehaltenen concentrirten wässerigen Sublimatlösung übergossen, nach 5 Minuten leicht abgewaschen, dann für 12 Stunden in 70%igen und hernach für ebenso lange in

absoluten Alkohol gelegt; hierauf nach bekannter Methode in Xylol-Paraffin eingelegt. Mittelst Mikrotom wurden die Embryonen in lückenlose Serien von 0,01 mm dicken Querschnitten zerlegt, diese möglichst dicht gedrängt neben einander auf Objectträger aufgelegt, mit einem in Alkohol getränkten Pinsel leicht angedrückt, hierauf des Paraffins entledigt, der Reihe nach in Hämatoxylin, Nigrosin, Safranin, Eosin gefärbt und in Xylol-Canadabalsam aufbewahrt.

Der jüngere Embryo ergab 252 Schnitte, was einer Länge von 2,52 mm entsprechen würde, während sie am frischen Embryo 4,25 mm gemessen hatte. Nach einer Mittheilung von Herrn Prof. Gaule erfahren die nach seiner Methode behandelten Objecte eine Verkürzung von einem Drittel des ursprünglichen Maasses. Der Ausfall von annähernd $^2/_5$ bei unserem Embryo ist gewiss zum grössten Theil auf den Umstand zurückzuführen, dass der Embryo, um ihn in der Vorlesung demonstriren zu können, 3 Tage lang in Alkohol liegen gelassen wurde. Vielleicht ist das foetale Gewebe in diesem Alter auch besonders retractionsfähig. In einer fehlerhaften Schnittrichtung kann die Ursache nicht gesucht werden; denn, abgesehen von einer sehr unbedeutenden Seitenneigung, scheint sie geradezu ideal ausgefallen zu sein.

Der Embryo II ergab 540 Schnitte. Die reconstruirte Länge von 5,40 mm zeigt also ungefähr eine Verkürzung um ein Drittel der ursprünglichen Länge.

Von beiden Embryonen reconstruirte ich aus den Querschnitten theils die Körperform mittelst Carton, theils ideale Längsschnitte sowohl des Ganzen, als einzelner Organe. Zunächst beschäftigte mich die Anlage des Urogenitalsystems. Ich theile in Folgendem die Resultate meiner Untersuchung, welche ich auf die Urnieren beschränken konnte, mit, und schicke eine Zusammenfassung desjenigen, was in der Litteratur des letzten Decenniums über die erste Entwicklung der Urnieren beim Menschen bekannt geworden ist, voraus. Es ist ziemlich spärlich.

His in seinem klassischen Werke „Anatomie menschlicher Embryonen“ erwähnt bei der Schilderung seiner jüngsten Embryonen S.R und E gar nichts vom Urogenitalsystem. Bei Embryo L., welcher nach langer Aufbewahrung in Alkohol noch 2,4 mm maass, findet er das Urogenitalsystem als cylindrischen Gang, der wenigstens an einigen der Schnitte zu constatiren ist, angelegt.

Bei Embryo M., welcher nach Jahre langer Aufbewahrung in Alkohol noch 2,6 mm lang war, constatirt er zwischen seitlicher Leibeswand und der breiten Wurzel des Gekröses eine niedrige Leiste mit Epitheldecke. Der untere Theil der Leiste enthält die Urnierenanlage, die sich als Zellcylinder von 25—35 μ darstellt. Hinten und seitlich von ihr verläuft die noch sehr enge vena cardinalis. Das untere Ende ist nicht zu beobachten; das obere Ende reicht nicht so weit hinauf, wie das obere Ende der Leiste, die bis zur Decke der Rumpfhöhle hinaufreicht.

Bei dem in frischem Zustande 4 mm langen Embryo α findet er die Urniere in der ganzen Länge angelegt in einer gerundeten Längsleiste. Der obere Theil zeigt Sförmige gebogene Kanäle, an denen das Kapselstück jedoch noch nicht von Gefässknäueln eingestülpt erscheint. Letztere sind erst insoweit angelegt, als an der medialen Hälfte der Leiste dichtere Zellanhäufungen liegen, in welche man kleine Zweige der Aorta eintreten sieht. Die untere Hälfte der Leiste enthält anstatt der gebogenen Röhrchen einen sehr weiten, dickwandigen Kanal, der den Raum der Leiste zum grösseren Theil ausfüllt. Seine Wanddicke beträgt fast das Doppelte von derjenigen des spätern Wolff'schen Ganges. Bis jetzt ist His bei keinem seiner menschlichen Embryonen auf Bilder gestossen, welche selbständige Entstehung der Urnierenkanälchen zu zeigen vermochten. Der Wolff'sche Gang tritt unterhalb des Darms in geschwungenem Bogen in den Beckentheil des Körpers und er mündet hier in die Seitenwand der Cloake ein. Von einem neben der Einmündungsstelle abgehenden Blindsack hat er keine Andeutung gesehen.

Von den ca. 4 Wochen alten Embryonen A und B berichtet er über das Urnierensystem Folgendes: Dasselbe besteht aus dem Wolff'schen Gang, aus den in ihn einmündenden Querkanälen und aus den mit letzteren verbundenen Gefässknäueln. Diese Theile sind in eine 0,3—0,4 mm breite, gerundete Leiste, die Urnierenleiste, eingeschlossen, welche jederseits neben der Abgangsstelle des Magen- und Darmgekröses der hinteren Rumpfwand entlang läuft. Dieselbe ist von einem einschichtigen Epithel überkleidet und ausser den Gebilden der Urniere selbst enthält sie die hinter ihnen liegende Cardinalvene. Das untere Ende der Urnierenleiste tritt in einem nach abwärts convexen Bogen zur vorderen Bauchwand; es leitet den Wolff'schen Gang zur Cloake und verliert sich neben dieser letzteren. Nach oben hin steigt die Urnierenleiste höher hinauf als die Urniere selbst, sie erreicht die Decke der Rumpfhöhle; mit der von ihr umschlossenen Cardinalvene tritt sie nach vorn und trifft auf den gleichfalls in einer besonderen Leiste eingeschlossenen, der Seitenwand des Rumpfes folgenden Cuvier'schen Gang.

Der Wolff'sche Gang liegt innerhalb der Urnierenleiste am meisten lateralwärts, dicht unter der Epitheldecke. Sein Gesammtdurchmesser beträgt in den mittleren Abschnitten des Organs gegen 60, die Lichtung gegen 40 μ. Seine mediale Wand nimmt die nur etwa

20 μ im Durchmesser fassenden Enden der Querkanälchen auf, deren spindelförmige Lichtung ohne vorherige Ausweitung direct in jenen ausmündet.

Jedes Urnierenkanälchen besteht aus drei quergestellten und in scharfem Zickzack zusammengebogenen Schenkeln, einem hinteren, mittleren und vorderen. Der hintere, cylindrisch von Gestalt, vermittelt die Verbindung mit dem Wolff'schen Gang; der mittlere ist etwas spindelförmig aufgetrieben, sein verjüngtes äusseres Ende biegt in den vorderen Schenkel um, der als enges Rohr beginnt, dann aber zu einer geräumigen, den Glomerulus umschliessenden Kapsel sich ausweitet. Die Zellen, welche die Kapsel bilden, sind dünner als die des übrigen Rohres, die in den Kapselraum hervortretende Oberfläche des Gefässknäuels ist von einer besonderen Epithelschicht bekleidet. Es liegen die Gefässknäuel in der medialen Hälfte der Nierenleiste; sie werden durch kleine, direct aus der Aorta kommende Arterienzweige gespeist und bogenförmige Venenzweige führen das Blut nach der Cardinalvene zurück. Die geschilderten Verhältnisse finden sich bis in die Nähe des obern Endes der Urnieren, d. h. bis in die Höhe des untern Lungenrandes. In diesem obern Abschnitt sind die Kanäle kürzer, die Knäuel und die Kapseln kleiner als im Mittelstücke der Drüse. Das untere Ende der letzteren ist an beiden Schnittreihen schräg, bezw. frontal getroffen und es lässt sich nicht erkennen, ob die in ihm befindlichen Röhrchen schon ihre volle Ausbildung erhalten haben. Im Uebrigen ist der Wolff'sche Gang bis in die Nähe seines vorderen[1]) Endes mit Urnierenkanälchen besetzt. Dies vordere[1]) Ende des Wolff'schen Ganges biegt steil in die Höhe und verläuft ein kleines Stück weit neben der Cloake, bevor die Einmündung erfolgt. An der Stelle der letzteren zeigt sich die Cloake mit zwei seitlichen Ausbuchtungen versehen.

Vor der Einmündungsstelle des Wolff'schen Ganges in die Cloake zweigt sich ein vor dem ersteren liegender selbständiger Blindsack ab. Derselbe besitzt ein grösseres Caliber als der Wolff'sche Gang und hat, da er in 3—4 Schnitten sichtbar ist, eine Länge von nur 0,3—0,4 mm. Diesen Blindsack muss man für die Anlage des Nierenganges halten, der nach den, neuerdings durch Kölliker bestätigten Angaben Kupffer's aus dem untern Ende des Wolff'schen Ganges sich entwickelt.

W. Nagel (Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34) beschreibt den Urogenitalapparat zweier, dem zweiten Monat der Schwangerschaft entstammender Embryonen, welche im gehärteten Zustande 12 bezw. 13 mm massen. Ueber die erste Entwicklung der Urnieren kann er deshalb nichts Neues bringen, weil sie in dem Stadium, welches seine Embryonen boten, bereits bis zur Funktionsfähigkeit ausgebildet waren. Dennoch theile ich seine Beobachtungsresultate hier im Resumé mit, weil sie von Embryo-

1) Sollte wohl heissen „hinteren".

nen in untadelhaftem Zustande stammen und sich speciell auf das Urogenitalsystem beziehen. — Die Urnieren reichen bis zur untersten Grenze der Lungenanlage. Sie sind überall an ihren freien Flächen mit einem einschichtigen Cylinderepithel bekleidet, dessen Zellen durch ihre Grösse von den niedrigen, cubischen Zellen des Peritonealepithels deutlich abstechen. Besondere Grösse zeigen die Epithelien über demjenigen Theil der Leiste, unter welchem der Wolff'sche Gang verläuft; aus diesem Epithelwulst geht der Müller'sche Gang hervor. Letzterer ist in der obern Hälfte der Urniere, gerade aussen vom Wolff'schen Gange, bereits angelegt. An der Innenseite der Wolff'schen Leiste deutet ein Epithelwulst die Geschlechtsdrüse an. Die Glomeruli liegen alle in dem medialen Theile der Urniere, sind dicht aneinander gereiht und finden sich noch in dem proximalen Ende des Organs. Dieselben messen durchschnittlich 80—112 μ und zeigen den bekannten Bau: in eine Erweiterung des blinden Endes des Querkanälchens hinein ragt ein mit Epithel bekleideter Gefässknäuel. Die Bowman'sche Membran ist theils mit platten Epithelzellen bekleidet, theils mit cubischen, welche sich in nichts von denjenigen der übrigen Kanälchen unterscheiden. Der Uebergang von einem Epithel zum andern ist ein allmählicher. Die Querkanälchen haben einen vielfach gewundenen Verlauf; man unterscheidet weitere und schmälere; ein Unterschied des Epithels ist nicht zu erkennen. Dagegen beschreibt er von Embryonen von 18—23 mm Länge genau den Unterschied des Epithels in den engern und weitern Abschnitten der Kanälchen. In den engern Abschnitten unterscheidet es sich nicht von demjenigen des Wolff'schen Ganges; in den weitern aber ist es viel grösser, färbt sich schlecht und besitzt vielleicht Cilien, wie sie von Janosik und Nicolas bei Säugethierembryonen beschrieben werden. Die weiten Abschnitte der Kanälchen gehen unmittelbar in die Bowman'sche Kapsel über und gehören zum secretorischen Apparate der Urnieren. Im obersten Theile der Urniere trifft man nur Kanälchen kleineren Kalibers, welche sich erst weiter distalwärts zum Wolff'schen Gang vereinigen. Ob sie mit der Bauchhöhle in Verbindung stehen (wie er in dem Beitrag zur Lehre von der Herkunft des Fruchtwassers im Arch. f. Gyn. Bd. 35 gemeint hatte) vermag er nicht mit Bestimmtheit zu entscheiden; jedenfalls gehen sie bis dicht an das Oberflächenepithel heran. Der Wolff'sche Gang verläuft an der Aussenseite des Wolff'schen Körpers; im distalen Theile liegt er dem Oberflächenepithel näher, als im proximalen Abschnitte des Organs; er nimmt in regelmässigen Zwischenräumen die Harnkanälchen auf. Die Wolff'schen Körper verjüngen sich distalwärts und gehen in die Plicae urogenitalis über, in deren Spitzen je ein Wolff'scher Gang verläuft. Die Wolff'schen Gänge münden getrennt in den Sinus urogenitalis und zwar nach innen und etwas oberhalb von den Nierengängen. Der Sinus urogenitalis zeigt hier auf dem Querschnitt halbmondförmige Gestalt und gibt ventralwärts sehr bald die Allantois ab; dann bekommt er ovalen Querschnitt und mündet in den Darm.

Prof. Janosik (Prag) (Zwei junge menschliche Embryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30) fand bei einem im frischen Zustande 3 mm langen Embryo vom Urogenitalsystem: Wolff'schen Gang, einige Bläschen und Zellblastem. Das vorderste Ende des Wolff'schen Körpers liegt da, wo der ductus omphalo-entericus abgeht, Es ist an 3 Schnitten zu sehen: am vordersten bemerkt man eine leichte Verdickung des Pleuroperitonealepithels an umgrenzter Stelle mit Spross zwischen die indifferenten Zellen des Mesoderms; am nächsten Schnitt ist dieselbe deutlicher; am dritten sieht man nur einige abgelöste Zellen im Mesoderm. An den nächsten Schnitten ist davon nichts zu beobachten. Erst am 26. Schnitt erscheint eine kleine Einstülpung des Epithels, welche wieder bis zum 35. Schnitte zu sehen ist. Vor dem vordersten Kanälchen — denn um solche handelt es sich — liegt eine Prominenz in die Pleuroperitonealhöhle, welche auf drei Schnitten zu sehen ist, einem äusseren Glomerulus der Vögel ähnlich sieht und vielleicht den Rest einer Vorniere darstellt. Gleich hinter dem zweiten Kanälchen erscheint der Durchschnitt des Wolff'schen Ganges; er ist von keiner besonderen Grösse, relativ schwächer als bei Kaninchen und hängt mit dem vordern Ende mit dem Pleuroperitonealepithel zusammen. Die Zellhäufchen bekommen nach hinten zu Lumina durch Einschmelzen der centralen Zellen. Die ganze plica urogenitalis prominirt nur wenig in's Coelom. Das Epithel derselben ist lateral und ventral einschichtig, cubisch; medial, wo es ins Mesenterium übergeht, mehrschichtig und nicht scharf gegen das unterliegende Gewebe begrenzt. Wo die Bläschen nicht mehr zu sehen sind, liegt distal eine von Strecke zu Strecke mit dem Epithel verbundene Zellmasse; ganz hinten ist sie vom Epithel gelöst.

Der Wolff'sche Gang verläuft nach hinten ohne Verbindung mit dem Epithel oder den Bläschen; ist viel deutlicher und zeigt stellenweise deutliches Lumen. Hinten endigt er blind, ohne Tendenz, sich mit der Cloake zu verbinden.

Prof. G. Chiarugi (Siena) beschreibt (in Arch. ital. de Biologie, T. XII, fasc. I—II, 1889) einen in Spiritus gehärteten 2,6 mm langen Embryo, den er sonderbarer Weise in 92 Schnitte von 0,035 mm zerlegt hat. Der Wolff'sche Körper wird gebildet von einem cylindrischen, soliden Zellstrange, welcher in der Mitte des absteigenden Rumpfabschnittes beginnt und bis „zum Beginn der letzten Krümmung" reicht. Er liegt aussen vom Segmente des Mittelblattes (Urwirbelplatte) am seitlichen Theile der Rückwand der Bauchhöhle, welche daselbst etwas vortritt. Dieser Vorsprung ist auf der innern Seite durch einen Einschnitt vom Mesenterium getrennt.

H. Fol (Sur l'anat. d'un embr. hum. de la 4 mm semaine. Compt. rend. d. l'acad. d. sc. à Paris, T. 97, 1883) beschreibt ganz kurz einen in frischem Zustande 5,6 mm langen Embryo, den er in 164 Schnitte von 0,02 mm zerlegte. Ueber das Genitalsystem bemerkt er nur, dass die Ureteren am ventralen und nicht am dorsalen Rande der Cloake,

wie man irrthümlicher Weise geglaubt habe, münden. Diese Thatsache erkläre viel leichter die Entwicklung der Blase.

Bei meinen Embryonen sind vom Urogenitalsystem die Urnieren und beim ältern auch die Anlagen der bleibenden Nieren vorhanden. Von den Müller'schen Gängen fehlt noch jede Andeutung.

1. Die Urnierenleisten.

Die Urnieren sind in spindelförmigen Gewebswülsten, den Urnierenleisten, enthalten, welche beiderseits an der Wurzel des Darmgekröses in die Leibeshöhle hereinragen. Sie beginnen oben kammartig, werden nach unten zu höher und breiter, verlieren gegen das Ende hin wieder ein wenig an Umfang und hören ziemlich scharf abgeschnitten auf.

Bei Embryo II erreichen sie den grössten Umfang wenig unterhalb des Ductus omphalo-entericus. Ihre Basis, d. h. die Verbindungsgerade des Grundes der sie begrenzenden Buchten (s. Fig. 10), misst dort 0,41 mm; ihre Höhe, oder die Senkrechte von ihrem Kamme auf die Basis, beträgt 0,21 mm. Gegen oben hin läuft jede in eine schmale, scharf vortretende Leiste aus, welche nur die Vena cardinalis einschliesst und mit ihr nach vorn zieht. Distalwärts nimmt sie nur ganz wenig ab, um aber dann, nachdem die Querkanälchen aufgehört haben, sehr rasch abzufallen und ganz auszulaufen. Nur der Anfang des Ausführungsganges erhebt noch eine flache Hervorragung; dann entfernt er sich vom Peritonealepithel und verläuft ganz in der Gewebsmasse der hintern Körperwand eingebettet, ohne dass sein Verlauf durch eine in die Leibeshöhle vorragende Leiste bezeichnet würde.

Die Wolff'schen Leisten sind nicht direct nach vorne, sondern nach vorn und seitlich gerichtet (s. Fig. 8—11), so dass ihre Höhen ungefähr im Centrum des Aortenlumens sich ziemlich genau in einem rechten Winkel schneiden. Daraus folgt von selbst, dass die sie seitlich begrenzenden Einsenkungen aussen viel tiefer sind als innen. Da, wo der Dottergang abgeht und der Darm eine scharfe und hohe Schlinge gegen den Nabel zu bildet, wird die Neigung der Leiste dadurch noch vergrössert, dass zwischen Gekröse und ihr eine Einsenkung kaum angedeutet ist, während die äussere um so tiefer erscheint. Die Leiste ist

nur am oberen Ende schön abgerundet; sonst zeigt ihr Kamm so starke Abflachung, dass der Querschnitt derselben fast rechteckig erscheint (s. besonders Fig. 9 u. 10).

Die Leiste ist von einer Schichte durchaus gleichmässiger Cylinderzellen von 0,006 mm bedeckt. An der Basis setzen sich diese Epithelien innen auf das Mesenterium des Darmes fort, während sie aussen in die niedrigen Cylinderzellen der Bauchwand übergehen. Weder am äussern noch am innern Rande ist eine Vergrösserung oder eine doppelte Schichtung von Epithelzellen zu beobachten.

Das Innere der Leiste besteht aus einem lockeren Bindegewebe mit runden, ovalen bis spindelförmigen Kernen. Es ist von zahlreichen, zum Theil sehr starken Gefässen durchzogen.

Bei Embryo I beginnen die Wolff'schen Leisten relativ weiter unten. Erst von dem Abgang des Nabelganges an treten sie zunächst in der Mitte, nach und nach in der ganzen Breite an der Stelle, welche Mittelplatte heisst, gegen die Leibeshöhle vor. Sie nehmen an Umfang gegen unten hin zu und bilden vom Beginn der Steisskrümmung an walzenartige Wülste, zwischen welche hinein sich von hinten her die ungemein weite Aorta drängt (s. Fig. 12 u. 13). Am untern Ende fallen sie rasch ab und laufen in ganz unbedeutende Vorwölbungen der Mittelplatten aus (s. Fig. 12).

Die sie begrenzenden Rinnen sind ebenfalls auf der äusseren Seite beträchtlich tiefer als innen (s. Fig. 12), so dass auch hier die Wülste nicht direct ventralwärts, sondern nach vorn und aussen schauen. Da, wo sie ihren grössten Umfang erreicht haben, sind ihre Kämme etwas abgeflacht. Ihre Basis misst 0,16 mm, ihre Höhe 0,09 mm.

Der Epithelbelag der Leiste ist ein durchaus gleichmässiger. Am Uebergang auf das Mesenterium wird er zwei- bis dreischichtig und hebt sich nicht scharf gegen die Unterlage ab (s. Fig. 12). Aussen setzt er sich in die niedrigen Epithelien der Bauchwand fort.

Das Innere der Leiste zeigt ein lockeres, blutloses Gewebe mit runden oder ovalen Kernen; einzelne Züge spindelförmiger Kerne sind als Gefässanlagen zu deuten.

Die venae cardinales zeigen bei den beiden Embryonen ausserordentlich verschiedene Grösse.

Beim ältern ist die Vene ein weites, etwas abgeplattetes Gefäss (s. Eig. 8—11). Ihr Durchschnitt erscheint oval; die eine lange Seite liegt dem Epithel des äusseren Umfanges der Wolff'schen Leiste an, während die andere direct an den ersten Bogen der Urnierenkanälchen stösst. Proximalwärts nimmt die v. cardinalis fast die ganze Wolff'sche Leiste ein; sie drängt die übrigen Gebilde der Urniere ganz nach innen zu und tritt ventralwärts über sie hervor[1]). Nach unten zu werden aber die Drüsenbestandtheile allmählich umfangreicher und gewinnen über die Vena das Uebergewicht. Diese wird nach hinten und aussen gedrängt; jedoch schickt sie jedesmal zwischen den Einmündungsstellen der Kanälchen eine Ausbuchtung nach vorn (s. Fig. 8); mit andern Worten: die Querkanälchen bedingen dort, wo sie über die v. cardinalis hinweg zum Wolff'schen Gang verlaufen, Einziehungen.

Die Aeste, welche von den Glomeruli kommen, entspringen der inneren Seite; doch treten sie bald mehr ventral, bald mehr dorsalwärts von der Wand ab. Oftmals zeigen diese Aeste vor der Einmündung in die Vene eine sinusartige Erweiterung.

Beim jüngern Embryo sind die venae cardinales noch sehr wenig entwickelt. Mehrmals verschwindet ihr Lumen vollständig und wo es am weitesten ist, da beträgt es 0,013 mm auf 0,026 mm; ist also auch abgeplattet. Die Vene liegt am äusseren Rande der Wolff'schen Leiste und berührt die Basis derselben (s. Fig. 12). Von ihr aus ziehen im Bogen um die Querkanälchen herum Gefässanlagen nach den Stellen der zukünftigen Glomeruli hin.

2. Die Urnieren-Gänge.

Jeder Urnierengang stellt bei Embryo II einen gestreckten, am vorderen äusseren Rande der Wolff'schen Leiste, direct unter dem Epithel verlaufenden Kanal dar. Sein Querschnitt (s. Fig. 8—11) zeigt ovale Form; eine längere Seite liegt dem Epithel an. Seine Wandung besteht aus einem einschichtigen Kranze 0,006 mm hoher Cylinderzellen, deren runde Kerne 0,004 mm messen. Er misst im mittleren Verlaufe 0,032 mm auf 0,020 mm

1) Die Fortsetzung der Wolff'schen Leiste nach vorn wird ja gebildet durch den Wulst, den die v. cardinalis nach der Pleuroperitonealhöhle erhebt.

in die Dicke. Nach unten zu behält er diese Stärke; während er nach oben hin ein wenig abnimmt. Ja an einzelnen Stellen ist er hier nur durch einen cylindrischen Strang atrophischer Zellen, ohne Lumen, angedeutet. Dies ist der Fall zwischen den Einmündungen des 6. und 7. Querkanälchens links und zwischen denjenigen des 8. und 9. rechts. An den Einmündungsstellen dieser Kanälchen selbst wird der Gang wieder normal. Auch oberhalb dieser Stellen zeigt er gute Entwicklung. Ob hier eine ursprüngliche Segmentirung des Ganges angedeutet sei oder bereits beginnende Rückbildung vorliege, ist wohl nicht mit Sicherheit zu entscheiden. Der Wolff'sche Gang wird von den Kanälchen und Glomeruli um 0,1 mm überragt.

Der Urnierengang verlässt die Drüse auf der Höhe der Steisskrümmung, ungefähr entsprechend dem Ansatze des unteren Extremitätenstummels. Er verläuft von da an in der hinteren Körperwand, ziemlich genau in der Mitte zwischen sagittaler Mittelebene und seitlicher Oberfläche des Körpers, 0,05 mm vom Peritonealepithel entfernt. Eine deutliche Hervorragung nach der Peritonealhöhle hin bedingt er nur anfänglich eine ganz kurze Strecke weit. Auf dem Wege zur Cloake tritt er ein wenig ventralwärts. Die seitliche Verschiebung ist kaum merkbar, weil er durch die Verschmälerung des untern Körperendes von selbst an die seitliche Wand der sehr breiten Cloake zu liegen kommt.

Nach dem Verlassen des Wolff'schen Körpers zeigt der Gang die gleiche Stärke wie oberhalb. Nach einer Strecke von 0,24 mm aber nimmt er den Nierengang auf (s. Fig. 2 und Fig. 7[a—d]) und bekommt als Sinus urogenitalis eine Dicke von 0,074 mm und ein Lumen von 0,047 mm. Diesen Umfang behält er aber bloss 0,08 mm weit; dann wird er zu einem dickwandigen Kanal von nur 0,054 Durchmesser und 0,016 Lichtung und mündet nach 0,05 mm in die Cloake ein.

Letztere zeigt an dieser Stelle einen Querschnitt, welcher an das bekannte Bild des flammenden Herzens erinnert (s. Fig. 7[d]): ein 0,168 mm breites Lumen von Herzform trägt oben eine kleinere, 0,064 mm breite, spitz zulaufende Ausbuchtung. Die Wolff'schen Gänge münden beiderseits auf den abgestumpften Hörnern der herzförmigen Abtheilung, während fast auf gleicher Höhe die Allantois von der ventralen Spitze abgeht (s. Fig. 7[c]). Die Wolff'schen Gänge sind es zum Theil, welche diese seitlichen Ausbuchtungen so bedeu-

tend verstärken; denn sobald sie sich vollständig mit der Cloake vereinigt haben, verschwinden diese hornförmigen Ausbuchtungen allmählich; die beiden Abtheilungen verschmelzen ganz mit einander, so dass nun der Durchschnitt der Cloake die Form eines stehenden Ovals bekommt, an welchem immerhin die Einmündungsstellen der Wolff'schen Gänge noch eine Strecke weit als leichte seitliche Ausbauschungen zu erkennen sind (s. Fig. 7^{f}).

Proximalwärts trennt sich die Cloake vom nächsten Schnitte (c) an in die schon in Fig. d angedeutete obere und untere Abtheilung. Die obere ist kleiner, zeigt die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit der Spitze dorsalwärts und stellt den erweiterten Darm vor. Er verengt sich von da an rasch; nach 0,08 mm ist seine Lichtung kaum noch wahrnehmbar. Die untere Abtheilung schliesst nach 0,08 mm mit abgerundetem Ende ganz ab. Es stellt dieselbe also einen proximalwärts gerichteten Blindsack der Cloake dar (s. Fig. 2).

Der Nierengang, ungefähr gleich stark wie der Wolff'sche Gang, jedoch von einem breiten Hofe dicht gedrängter Zellen umgeben, tritt aus der hintern Wand der letzteren und divergirt nach hinten. Er läuft 0,04 mm weit in einen dicht gefügten kammförmigen Zellhaufen hinein, dessen abgerundetes Ende sein Lumen nur um 0,07 mm überragt (s. Fig. $7^{c, b, a}$).

Das obere Ende des Wolff'schen Ganges entfernt sich etwas vom Peritonealepithel, indem es nach innen zu verläuft, um direct in das erste Querkanälchen überzugehen.

Die ganze Länge des Wolff'schen Ganges beträgt 3,73 mm; davon fallen auf seinen Verlauf längs der Urniere 3,32 mm und auf den Ausführungsgang im engeren Sinn 0,41 mm. Das Verhältniss der gekrümmten Längsachse des Körpers zur Länge des Wolff'schen Ganges beträgt demnach 13,33 : 3,73 = 3,57.

Bei Embryo I habe ich den Wolff'schen Gang zuerst und am deutlichsten erkannt in jenen Schnitten, wo er der Länge nach getroffen ist, also auf der Höhe der Steisskrümmung. Ich gehe deshalb auch bei der Schilderung von jener Abtheilung aus.

Fig. 3 auf Taf. V zeigt aus einem dieser Schnitte die Mitte der rechten Seite. Der Schnitt liegt so weit distal, dass von der Leibeshöhle nur noch ein schmaler Spalt wahrzunehmen ist. Vom Darmrohr kann selbstredend nichts mehr getroffen sein. Dagegen figurirt in dem Schnitte nach links hin die Aorta so ziemlich mit ihrem gröss-

ten Lumen natürlich auch der Länge nach aufgeschnitten. Sie kennzeichnet sich durch die in ihr enthaltenen Blutkörperchen. Zwischen dem spaltförmigen Ausläufer der Leibeshöhle und dem Lumen der Aorta liegt der Wolff'sche Körper, welcher demnach gerade an der Seite der verhältnissmässig enorm weiten Aorta herunterläuft. Er besteht aus einer Reihe von Zellhäufchen, welche im Centrum ein mehr oder weniger deutliches Lumen erkennen lassen. Aussen an diesen Zellhäufchen zieht sich der Wolff'sche Gang hin. Er ist aus zwei einander berührenden Reihen von Zellen aufgebaut, zeigt demnach keine Lichtung.

Im Vergleich zu den Zellen, welche die Anlagen der Querkanälchen darstellen, erscheinen die Wandungszellen des Wolff-schen Ganges deutlich abgeplattet. Der Unterschied ist im Präparate selbst so in die Augen springend, dass man unwillkürlich verschiedene Abstammung der Zellen vermuthet und bereits dadurch die getrennte Entstehung der Querkanälchen und des Ausführungskanals wahrscheinlich wird.

Verfolgen wir den Wolff'schen Gang nach unten, so finden wir ihn 10 Schnitte weiter schief durchschnitten als ein länglich-ovales Zellhäufchen, welches nach einem Einschnitte der Körperoberfläche hinweist. Dieser Einschnitt senkt sich zwischen Urwirbel- und Mittelplatte hinein. Nach abermals 5 Schnitten ist die Anlage des Wolff'schen Ganges mit jenem Einschnitte in Verbindung getreten. Fig. 4 zeigt dies. Es stellt mithin jetzt die Anlage des Urnierenganges einfach eine zwischen Urwirbel- und Mittelplatte hereinragende Einstülpung des Ectoderms dar. Die Zellen des Ectoderms und dieser Anlage unterscheiden sich denn auch in Bezug auf Grösse und Gestalt fast nicht von einander.

29 Schnitte hindurch lässt sich diese Einsenkung des Ectoderms gegen das Schwanzende hin verfolgen. Zum letzten Male sehen wir sie rechterseits so wie sie Fig. 5 zeigt auf der Höhe des untern Extremitätenstummels, 3 Schnitte weiter bekommen wir das Bild, welches Fig. 6 darstellt. Die Einstülpung hat sich vom Ectoderm abgelöst und legt sich der Wand des spaltförmigen Darmes und zwar mehr ventralwärts an (der Schnitt ist auf der linken Seite des Embryo etwas voran). Zugleich erscheinen die Anlagen der Wolff'schen Gänge nicht mehr als einschichtige Zellstränge, sondern als Gänge mit deutlichen Lumina (s. besonders links) und verdickten Wandungen. Die zwischenliegenden Schnitte zeigen, dass diese Disloca-

tion allmählich geschieht, die Anlage der Gänge also in leichten Bogen der Bauchfläche und der Sagittalebene sich nähern. Nach abermals 4 Schnitten schliessen die Gänge mit abgerundeten Enden ab. Eine Verbindung ihrer Zellen mit denjenigen der Darmwand findet nicht statt. Die Wolff'schen Gänge münden also noch nicht in den Darm ein.

Die Cloake zeigt, wie auf der Fig. 6 zu sehen, eine dorsalwärts breite, abgerundete, nach unten spaltartig zulaufende Lichtung. Von der Nierenanlage ist nichts zu beobachten; wenn man sie nicht in diesem keulenartig verdickten Ende des Wolff'schen Ganges suchen will.

Gegen das Kopfende zu stellt der Wolff'sche Gang einen seitlich comprimirten, stellenweise schwierig wahrnehmbaren Kanal dar, wie dies auf Fig. 12 zu sehen ist. Seine Wandungen bestehen aus einer Schichte niedriger Cylinderepithelien und schliessen ein spaltförmiges, überall mehr oder weniger deutlich wahrnehmbares Lumen ein. Dieses Lumen ist wohl entstanden durch Auseinandertreten der anfänglich sich berührenden Wandungszellen. Eine andere Entstehungsart kann man sich bei dem von Anfang an aus einer einzigen Zellschichte bestehenden Wandung nicht vorstellen.

0,13 mm vor dem obern Ende, unmittelbar nach der Einmündung des zweitobersten Querkanälchens nimmt der Gang plötzlich andere Beschaffenheit an. Zuerst verdickt sich seine innere Wand zur Aufnahme des letzten, etwas verkümmerten Querkanälchens; dann werden auch die Zellen der übrigen Wandung höher und zum Theil zweischichtig, so wie es Fig. 13 zeigt. Er stellt jetzt einen dickwandigen Cylinder mit kleinem rundlichen, centralen Lumen dar und verläuft nach Einmündung des letzten Querkanälchens noch 0,07 mm weit nach oben. Es wird hier allmählich dünner, verliert 0,04 mm vor dem Ende seine Lichtung und endigt spitz zulaufend. In diesem obersten Verlaufe rückt er immer mehr der Mitte der sich abflachenden Wolff'schen Leiste zu, behält dabei seine peripherische Lage, unmittelbar unter dem Epithel, ohne jedoch mit demselben in Verbindung zu treten.

Vielleicht könnten wir dieses oberste Stück, statt es dem Wolff'schen Gange beizurechnen, mit eben so viel Berechtigung als oberstes Querkanälchen, welches direct ins proximale Ende des Wolff'schen Ganges einmündet, auffassen. Der plötzliche

Wechsel im Bau des Ganges wäre dadurch leichter verständlich; auch hätten wir auf diese Art die Analogie mit dem Verhalten bei unserem älteren Embryo sowie bei den Embryonen von anderen Autoren z. B. Nagel (Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XXXIV) hergestellt. Dieser Auffassung widerspricht nur der Umstand, dass der Gang seinen Bau ändert schon vor der Aufnahme des letzten Querkanälchens, und dass er spitz zuläuft, während bei Embryo II das oberste Querkanälchen ein richtiges Malpighi'sches Körperchen trägt.

Ob nun aber die eine oder die andere Auffassung der Wirklichkeit entspreche, so können wir das Ganze als einen fortlaufenden Gang betrachten. Die verschiedene Beschaffenheit seiner ununterbrochen in einander übergehenden Theilstücke jedoch deutet auf verschiedene Abstammung derselben. Es wird sich weiter unten zeigen lassen, dass die Querkanälchen der Urniere ursprünglich mit dem Peritonealepithel in Verbindung standen. Auch wenn wir das oberste Ende des Wolff'schen Ganges nicht als erstes Querkanälchen gelten lassen, so werden wir wegen der übereinstimmenden Zellen nicht anstehen, gleiche Abstammung anzunehmen.

Daraus ergibt sich für die Genese des Wolff'schen Ganges, dass sein proximaler Theil aus dem Mesoderm hervorgeht und anfänglich mit dem Pleuroperitoneal-Epithel in Verbindung steht, während sein distaler Theil mit dem Ectoderm sich verbindet. Er stellt also ursprünglich eine röhrenartige Verbindung der Leibeshöhle mit der Oberfläche des Körpers dar, deren Enden erst durch das Längswachsthum des Individuums auseinandergerückt sind[1]).

Die ganze Länge des Wolff'schen Ganges bei Embryo I beträgt 1,87 mm; davon fallen 1,48 mm auf den Verlauf in der Wolff'schen Leiste; 0,33 mm weit zieht er sich am Ectoderm hin und 0,06 mm braucht er, um an den Darm heranzutreten. Das Verhältniss der gekrümmten, idealen Längsachse des Körpers zur Länge des Wolff'schen Ganges ist demnach 6,04 : 1,87 = 3,24.

Ueber die Entstehungsart des Wolff'schen Ganges bei Thieren gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander. Die Einen

1) S. Hertwig, Lehrb. der Entwicklungsgeschichte.

leiten ihn vom Mesoderm, Andere vom Ectoderm ab. Von den Ersteren lässt ihn wiederum ein Theil durch Ausstülpung der Peritonealhöhle entstehen, während die Uebrigen einen anfänglich soliden aus der Mittelplatte herauswachsenden Zellstrang als Anlage desselben betrachten.

So fanden Götte und Rosenberg[1]) bei Batrachiern und Fischen, dass der Wolff'sche Gang als Ausstülpung der Peritonealhöhle entstehe. C. K. Hoffmann (Zur Entwicklungsgesch. d. Urogenitalorgane bei d. Anamnia; Ztschr. f. wiss. Zool. Bd. 44, 1886) und W. Romiti[2]) aus Livorno bestätigen diese Ansicht. Kowalesky[3]) berichtet das Nämliche auch vom Hühnerembryo. Dansky und Kostenitsch[4]) erklären ihn nach Untersuchungen am Hühnchen als Ausstülpung der Spalte, welche die Pleuroperitonealhöhle mit der Urwirbelhöhle verbindet.

Die meisten Untersucher kamen zu dem Resultate, dass der Wolff'sche Gang aus der Zellmasse der Mittelplatte als solide Anlage hervorwuchere. Bereits Remak[5]) sagt, dass er aus „dem innern Rande der Seitenplatten" als anfangs solide Zellmasse, die später hohl werde, entstehe. Waldeyer[6]) lässt ihn aus einem soliden Strang, der in Verbindung mit den Zellen der Mittelplatte steht, hervorgehen. Das Lumen bilde sich durch Abplattung und Zusammenrollen. Mit ihm stimmen überein Forster und Balfour[7]). Nach Max Braun[8]) bildet die Anlage des Wolff'schen Ganges bei den Reptilien eine Zellmasse, welche nach dem Ectoderm hin prominirt, den Seitenplatten anliegt und mit ihren Zellen in Verbindung steht, ohne mit der Leibeshöhle zusammenzuhängen. Janosik[9]) sagt nach Untersuchungen am Hühnerembryo: der Wolff'sche Gang entsteht als solide Verdickung des dorsalen Theiles der Mittelplatten. Egli[10]) vermuthet, dass beim Kaninchen

1) Diss. Dorpat 1867.

2) Ueber den Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges (aus d. anat. Instit. d. Univers. Strassburg; Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 10. 1874).

3) Die Entw. d. Anfänge d. Urogenitalsystems b. Hühnerembryonen (Warschau 1875).

4) Ueber die Entwicklung der Keimblase und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei (Mém. de l'acad. d. sc. d. St. Petersbourg. Sér. III. T. XXVII, 1880).

5) Untersuchung. über d. Entwickl. d. Wirbelthiere (Berlin 1855).

6) Eierstock und Ei (Leipzig 1870).

7) Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der Thiere (1876).

8) Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien (Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, IV. Bd. 1877/78.)

9) Histolog.-embryolog. Untersuch. über das Urogenitalsystem (Sitzber. d. k. k. Acad. d. Wissensch. in Wien. Bd. XCI, III. Abth. 1885).

10) Zur Entwicklung d. Urogenitalsystems beim Kaninchen (Diss. Basel 1876).

der die Anlage des Wolff'schen Ganges darstellende Zellstrang am neunten Tage isolirt zwischen Urwirbel und oberer Seitenplatte wachse. Gasser[1]) und nach ihm Siemerling[2]) sehen als Anlage des Wolff'-schen Ganges eine gegen das Ectoderm wuchernde solide Verdickung der Mittelplatten an. Bornhaupt[3]) sagt: am Ende des zweiten Brüttages sieht man beim Hühnchen den Wolff'schen Gang als soliden Streifen, welcher anfänglich dem den Wolff'schen Körper darstellenden Streifen der Mittelplatte aufliegt. Aehnlich lässt Sedgwik[4]) den Wolff'-schen Gang beim Hühnchen gerade wie die Urnierenkanälchen aus der intermediären Zellmasse hervorgehen. Er entstehe als Auswuchs dieser Zellmasse in der Gegend vom 7.—11. Urwirbel, wachse von hier aus frei nach hinten und bleibe nur eine kurze Strecke mit der intermediären Zellmasse in Verbindung. Ebenso ist Renson[5]) der Ansicht, dass der Wolff'sche Gang mit den Urnierenkanälchen aus der nämlichen Anlage hervorgehe. Die vordere Abtheilung bilde sich dadurch, dass die durch Einstülpung des Pleuroperitonalepithels entstandenen Urnierenkanälchen an ihren inneren Enden seitliche Fortsätze treiben, welche sich miteinander zu einem Kanale verbinden. Vom 11. Urwirbel an stülpe sich eine continuirliche Zellmasse, „la masse intermédiaire", ein, aus welcher später die Urnierenkanälchen und auf der äussern Seite der Wolff'sche Gang sich herausdifferenzire. Dursy[6]) leitet den Wolff'schen Gang vom äussern Theil der Urwirbelplatte ab. Auch His[7]) lässt ihn als soliden, anfangs segmentirten Zellstrang entstehen, dessen Zellen aus den äussern Abschnitten der Urwirbelkerne stammen. Er sei zur Zeit der Abgliederung der Urwirbel von den Seitenplatten an der Aussenseite der ersteren zu sehen. Von den Urwirbelkernen trete ein Theil der Zellen durch die Lücke, welche zwischen dem Stammtheil und dem Parietaltheil der animalen Muskelplatte entsteht und die austretenden Massen sammeln sich zu einem neben der äussern Urwirbelwand herlaufenden Längsstrang.

Der nämliche Forscher hatte jedoch in seinen Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes die Ansicht vertreten, dass der Wolff'sche Gang vom Ectoderm abstamme. Er fand nämlich bei

---

1) Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnchen und Gänsen (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 14).

2) Beitrag z. Embryologie d. Excretionsorgane des Vogels (Diss. Marburg 1882).

3) Untersuch. über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen (Diss. Dorpat 1867).

4) On the early developp. of the ant. part of the Wolff. duct and body in the chicken.

5) Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les oiseaux et les mammifères (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 22, 1883).

6) Zeitschr. f. ration. Medic. 1865.

7) Unters. über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entw. des Hühnchens im Ei (Leipzig 1868).

Hühnerembryonen regelmässig am hintern Leibesende eine Einstülpung des Ectoderm, genau da, wo Urwirbel- und Seitenplatten sich von einander abgrenzen und bald darauf der Wolff'sche Gang dicht unter der Hornplatte erscheint und hielt dieselbe für die Anlage des Wolff'schen und des Müller'schen Ganges. In seinen drei Jahre später erscheinenden Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes widerruft er diese Ansicht und vertritt die oben angeführte. Unterdessen hatte aber die Lehre von der Entstehung des Wolff'schen Ganges aus dem Ectoderm Aufsehen erregt und Bestätigung erfahren durch Hensen[1]) und bald darauf wies auch Graf Spee[2]) darauf hin, dass der Urnierengang als eine Verdickung des Ectoderm oberhalb des Grenzstranges (horizontaler Theil der Mittelplatte) entstehe, welche sich nachträglich mit dem Grenzstrange verbinde und vom Ectoderm löse.

Diese auseinanderweichenden Ansichten über die Entstehung des Wolff'schen Ganges, welche ihn bald vom Mesoderm, bald vom Ectoderm ableiteten, hat Hertwig[3]) in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte in Einklang zu bringen verstanden. Er fasst die Anlage des Wolff'schen Ganges als kurze röhrenartige Verbindung der Leibeshöhle mit der Oberfläche des Körpers auf; der vorderste Theil dieses Ausführungsganges entstehe aus einer rinnenförmigen Ausbuchtung oder aus einer leistenförmigen Verdickung des parietalen Mittelblattes, löse sich hinten von diesem seinem Mutterboden ab, verschmelze mit dem dicht anliegenden äussern Keimblatt und wachse an diesem nach hinten aus, bis er in die Cloake ausmünde. Diese, die Resultate der maassgebendsten Forschungen zusammenfassende Anschauung wird durch die Untersuchung meines Embryo I in vollstem Maasse bestätigt.

Die Urnierenkanälchen und Malpighi'schen Körperchen.

Bei Embryo II zeigen die Urnierenkanälchen schon weit vorgeschrittene Entwickelung. Wir zählen beiderseits ihrer 35, welche sämmtlich auf der innern Seite des Wolff'schen Ganges einmünden. Die Mündungsstellen stehen nicht in gleichmässigen Abständen von einander. Die Intervalle sind z. B., von oben beginnend, auf der linken Seite 12, 4, 12, 13, 9, 12, 12, 7, 10, 8, 8, 13, 10, 12, 8, 10, 11 hundertstel Millimeter u. s. f. Am

---

1) Embryolog. Mittheilung (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 3).

2) Ueber directe Betheiligung des Ectoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens (Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte 1884).

3) Lehrb. d. Entwicklungsgesch. des Menschen und der Wirbelthiere (Jena 1888).

untern Ende rücken sie einander bis auf 0,03 näher. Die durchschnittliche Dichtigkeit ist auf der linken Seite etwas grösser als auf der rechten. Während dort eine Einmündung auf 0,088 mm kommt, fällt hier erst eine auf 0,091 mm.

Jedes Kanälchen macht 3 typische Windungen. Vom Wolff'schen Gange aus schlängelt es sich zunächst um die vena cardinalis, welche an dieser Stelle sich etwas zurückzieht, herum und verläuft längs ihrer innern Wand gegen die Aorta hin ins Innere der Wolff'schen Leiste. Nachdem es die Basis derselben beinahe erreicht hat, schlägt es sich in scharfem Bogen um und verläuft, nach innen von dieser ersten Windung, wieder der Oberfläche zu. Noch ehe es aber das Epithel völlig erreicht hat, wendet es sich abermals in scharfem Bogen dem Innern der Leiste zu, um sofort in die Malpighi'sche Kapsel überzugehen.

Die Excursionen der Windungen sind im obern Theil der Urniere am stärksten; nach unten zu werden sie etwas kürzer; am unteren Ende ist namentlich die Mittelwindung stark verkürzt, so dass sie das Oberflächenepithel bei weitem nicht mehr erreicht und nur als ganz kurzes Verbindungsstück zwischen erster Windung und Malpighi'scher Kapsel erscheint. Zu oberst sind die Schenkel der 3 Windungen sehr nahe zusammengedrängt. Die obersten 3 Kanälchen erscheinen im Ganzen etwas atrophisch.

Die Windungen liegen im Grossen und Ganzen in einer zur Körperachse senkrechten Ebene, jedoch wird man nie das Lumen des ganzen Kanälchens ohne Unterbrechung in einem Schnitt von weniger als 0,05 mm Dicke bekommen. Denn es macht auch leichte Excursionen nach oben und unten. Eine Regelmässigkeit ist in diesen Krümmungen nicht zu erkennen. So bekomme ich z. B. an einer Stelle, wo links und rechts ein Harnkanälchen sich auf die gleichen 8 Schnitte vertheilt, mit Berücksichtigung jedes zweiten Schnittes folgende Reihenfolge:

links

Uebergang der ersten Windung in die zweite,
erste Windung ganz, zweite zur Hälfte,
erste Windung weg, zweite ganz,
Uebergang in die Kapsel allein noch vorhanden;

rechts

innere Hälfte der zweiten Windung,
zweite Windung und Uebergang in Kapsel,

inneres Stück der ersten Windung,
erste Windung ganz.

Noch andere Varianten sind zu beobachten, sodass selten ein Kanälchen dem andern in seinem ganzen Verlauf vollkommen ähnlich ist. — Jedoch kommt es in meinen Präparaten nicht vor, dass die benachbarten Kanälchen in einander greifen oder sich gegenseitig in ihrem Verlaufe beeinflussen.

Die zweite Windung ist bei allen Kanälchen spindelförmig aufgetrieben. Während die erste Windung eine Dicke von 0,020 mm zeigt, erreicht die zweite in ihrer Mitte eine solche von 0,035 mm. Am Uebergang in die Kapsel tritt wieder Verengerung ein, so dass der Umfang nur wenig beträchtlicher ist, als an der ersten Windung.

Der Verdickung des Kanälchens in der zweiten Windung entspricht im obern Drittel der Urniere eine Ausweitung der Lichtung (s. Fig. 8), während weiter unten die Lichtung fast die gleiche bleibt, die Wandung des Kanälchens aber beträchtlich dicker wird (s. Fig. 10). Das Lumen der ersten Windung ist 0,006 mm; dasjenige der zweiten beträgt im obern Drittel 0,018 mm, also das 3fache. Die Kanalwand besteht aus einer einfachen Schicht 0,006 mm hoher Cylinderzellen. Weiter unten zeigt die spindelförmig verdickte zweite Windung eine Wandung mit doppelter Lage von Cylinderzellen. Die Zellen haben in diesem mittleren Abschnitte durchaus gleiche Grösse wie in den übrigen [1]).

Das Ende jedes Kanälchens erweitert sich in der dritten Windung zu einer Malpighi'schen Kapsel. Diese besitzt ovale Form; ihre Längsachse liegt in der nämlichen Ebene wie die erste und zweite Windung und verläuft auch annähernd mit ihnen parallel.

In das Innere dieser Kapsel hinein drängt sich von der dorsal- und auswärts gerichteten Längswand her ein Glomerulus. Am ausgebildeten Malpighi'schen Körperchen scheint es, als ob er diese Wand ins Innere eingestülpt und zu seinem Ueber-

---

1) Später werden sie (wie zuerst Waldeyer beim Hühnchen, dann v. Mihalkovicz am Säugethierembryo und Nagel an menschlichen Embryonen von 18 mm an nachgewiesen hat) grösser als die Epithelien des übrigen Harnkanälchens und besorgen dann nach der Ansicht der Forscher die eigentliche Secretion.

zug gemacht habe, hernach aber im Innern noch weiter gewachsen sei. Deshalb ist die Eintrittsstelle hilusartig verengt; deshalb zeigt der Glomerulus auch einen Belag von Epithelzellen, wie sie die Wandung des Harnkanälchens aufbauen. Diese Belagzellen setzen sich direct in die nicht eingestülpte Wand der Kapsel fort; während sie aber ihre ursprüngliche Grösse und Gestalt beibehalten, werden die Zellen der übrigen Wand, also der Bowman'schen Membran, in flache Plattenepithelien umgestaltet. Diese Umgestaltung beginnt am Endpol der Kapsel; denn dort ist sie stets am weitesten vorgeschritten, so dass die Zellen auf dem Durchschnitte oftmals nur ganz zarten Bindegewebsfasern mit kaum wahrnehmbarem Kerne ähnlich sehen, während vielleicht am Anfangspole noch abgeflachte Cylinderzellen die Wand bilden.

Nach der ungleichen Entwickelung der Malpighi'schen Körperchen können wir indessen 4 Abschnitte der Urniere unterscheiden. Der oberste, ca. 1,40 mm lange, kennzeichnet sich durch geräumige, bis auf 0,14 lange und 0,10 breite Kapseln, deren Wandungen aus ganz dünnen Platten aufgebaut sind und deren Inneres durch den aus mehreren Gefässschlingen bestehenden Glomerulus bei weitem nicht ausgefüllt wird (s. Fig. 8). Der zweite, ca. 0,30 mm lange Abschnitt zeigt Kapseln von ähnlicher Weite und gleichem Bau, die aber durch einen aus vielen Gefässschlingen bestehenden Glomerulus fast vollständig ausgefüllt werden. In einigen ist der Glomerulus durch ein von der Wand der Kapsel ausgehendes Septum in zwei Abtheilungen geschieden. Wahrscheinlich vollzieht sich hier eine fortschreitende Spaltung des Glomerulus und der Kapsel. Im 3. ca. 0,55 langen Abschnitte ist die Kapsel rundlicher und etwas kleiner; ihre Wandungszellen sind ein wenig höher. Der Glomerulus besteht aus einem einzigen, die Kapsel ausfüllenden Säckchen, dessen Wandung, gerade wie diejenige der Kapsel, abgeplattete Cylinderzellen zeigt und dessen Inneres mit Blutkörperchen angefüllt ist (s. Fig. 9 u. 10).

Im vierten Abschnitte, welcher ca. 0,32 mm lang ist, fehlen noch bluthaltige Glomeruli. Die Kapsel besitzt eine Grösse von ca. 0,08 mm; ihr Lumen ist klein; ihre Wandungen also um so dicker; diejenige, welche zur Bowman'schen Membran wird, ist dünner als die gegenüberliegende, welche den zukünftigen Glomerulus in sich birgt (s. Fig. 11).

Zum Hilus jedes Malpighi'schen Körperchens tritt ein Ge-

fässzweig aus der Aorta; ebenso eine Vene von der v. cardinalis. Die Vene ist stets etwas weiter als die Arterie. Sowohl die eine wie die andere zeigen öfters sinusartige Erweiterungen in der Nachbarschaft des Malpighi'schen Körperchens. Es kommt vor, dass ein Gefässzweig zwei Glomeruli dient; die Regel aber ist, dass jeder Glomerulus seine directe Gefässverbindung von der Aorta und nach der v. cardinalis hin besitzt.

Bei Embryo I stehen die Querkanälchen und Malpighi'schen Körperchen in ihrer Ausbildung noch weit zurück. Doch gelingt es, in der oberen Hälfte der Urniere ihre zukünftige Entwicklung zu erkennen und die einzelnen Theile ihrer Anlage zu deuten.

Mit Bestimmtheit kann man die Einmündungen der obersten 14 Kanälchen in den Wolff'schen Gang beiderseits verfolgen. Die Abstände sind kleiner als bei Embryo II, und auch nicht ganz regelmässig; sie betragen von oben beginnend 4, 6, 3, 3, 3, 5, 3, 5, 5, 4, 3, 2, 2, 2 hundertstel Millimeter; im Mittel 0,038 mm auf der rechten und 0,035 mm auf der linken Seite; nach unten zu rücken sie näher auf einander.

Am weitesten ist in der Entwickelung dieser 14 obersten Kanälchen die erste Windung, der Ausführungsgang, vorgeschritten. Auf Fig. 12 sieht man aber auch die zweite Windung ziemlich vollständig; indessen zeigt dieselbe doch nirgends eine Ausbildung, wie bei Embryo II; sie steht in der Entwicklung hinter der ersten Windung zurück; meistens bildet sie nur ein kurzes Verbindungsstück von der Umschlagstelle der ersten Windung zur Malpighi'schen Kapsel.

Bei einem Vergleich der Windungen mit denjenigen bei Embryo II fällt noch auf, dass sie hier fast genau horizontal verlaufen, während sie beim ältern Embryo durch das starke Wachsthum der Vena cardinalis mehr in sagittale Richtung gedrängt werden.

An der Anlage des Malpighi'schen Körperchens ist die Kapsel deutlich zu erkennen, der Glomerulus nur angedeutet. Die Kapsel stellt einen halbmondförmigen Haufen von grossen Cylinderzellen mit schönem Kerne dar. Seine Längsachse verläuft quer durch die Wolff'sche Leiste; der ventrale Umfang, scharf begrenzt und stärker gewölbt, liegt dem Peritonealepithel fast an. Der dorsale Umfang erscheint abgeflacht und oft nicht scharf begrenzt, so dass seine Elemente diffus in die Umgebung übergehen. Das Lumen der Kapsel-

anlage ist, entsprechend der Form des Ganzen, halbmondförmig, gegen später noch sehr klein und liegt etwas excentrisch, so dass die ventralwärts gerichtete, gewölbte Wandung merklich dünner ist, als die gegenüberliegende (s. Fig. 12).

An Hand der von Embryo II gewonnenen Bilder lässt sich die weitere Entwickelung des Malpighi'schen Körperchens wie folgt schildern. Die dorsale, verdickte Wand bildet die Grundlage für den Glomerulus. Sie wuchert gegen das Innere vor; dadurch wird das Lumen lang ausgezogen und noch stärker gewölbt, so dass es die Form einer schmalen Mondsichel bekommt; die ventrale Wand muss sich dabei auch stärker ausbauchen und zugleich dehnen. Die sie aufbauenden Zellen ordnen sich in eine Reihe und werden stark abgeplattet; sie stellen die Bowman-sche Membran dar.

An die Zellanhäufung in der dorsalen Wand der primitiven Kapsel treten Blutgefässe heran. Durch Zerfall der centralen Zellen bilden sich eine oder mehrere Lichtungen; die Blutgefässe treten mit diesen in Verbindung und ergiessen ihr Blut direct in sie hinein. Durch fortschreitendes Wachsthum dieses Glomerulus im Innern der Kapsel bildet sich an der Eintrittsstelle der Blutgefässe eine Art Hilus. Anhaltspunkte für eine Blutbildung in den Glomeruli, wie sie v. Mihalkovicz[1]) wegen der relativen Grösse bei jungen Säugethierembryonen annimmt, kann ich durchaus nicht finden.

Für die Frage nach der Abstammung der Querkanälchen dürfen in dem schon zu weit vorgerückten Entwicklungsstadium des Embryo II keine Anhaltspunkte gesucht werden. Dagegen giebt uns die Nachforschung beim jüngeren Embryo sehr werthvolle Aufklärungen.

Auf Figur 12 sehen wir ganz deutlich, wie die Epithelbedeckung auf der äussern Seite der Wolff'schen Leiste ins Innere hereintritt und direct in die Wandung der primitiven Kapsel übergeht. Diese steht also in Zusammenhang mit dem Peritonealepithel. Letzteres erscheint an dieser Stelle unterbrochen; die Continuität ist jedoch im Begriffe, durch von der ventralen Seite her vorgeschobene Zellen sich wieder

1) Unters. über d. Entwickl. d. Harn- u. Geschlechtsapparates d. Amnioten (Intern. Monatsschrift f. Anat. u. Hist. Bd. II, 1885).

herzustellen. Ein ganz ähnliches Bild bietet Figur 13. Diese Bilder sind nun gewiss nicht auf die Weise entstanden, dass das bereits ausgebildete Peritonealepithel sich eingestülpt hat, so dass durch diese Einstülpung die Anlage des Querkanälchens mit Lumen sich gebildet hätte; gerade so wenig wie die eine Wand der Malpighi'schen Kapsel erst nach ihrer vollkommenen Ausbildung vom Glomerulus eingestülpt worden ist.

Um vielmehr diese Bilder richtig verstehen zu lernen, müssen wir die allerjüngsten Entwicklungstadien aufsuchen und diese finden sich am untersten Ende des Wolff'schen Körpers, wo die Anlagen der Querkanälchen noch nicht in den Wolff'schen Gang einmünden. Dort drängen sich diese Anlagen, je weiter wir nach unten kommen, um so näher zusammen. Zuletzt scheinen sie zu einem ununterbrochenen Zellstrang zu verschmelzen, welcher sich zwischen Segmental- und Mittelplatte bis fast zur Einmündung des Wolff'schen Ganges in die Cloake hinzieht. Es ist dies das Urnierenblastem oder die „intermediäre Zellmasse" der Autoren. Eine Uebereinstimmung mit den Ursegmenten kann auch an den untersten noch erkennbaren Segmenten nicht festgestellt werden.

Jedes einzelne Segment steht nun in Verbindung nach 3 Richtungen hin: mit den Elementen der Mittelplatte, den zukünftigen Peritonealepithelien; mit den Zellen des entsprechenden Ursegmentes; endlich läuft auch ein Fortsatz an die Wand der Aorta hin. Vom Wolff'schen Gang sind sie auf seiner ganzen Länge deutlich durch die Verschiedenheit der Zellen geschieden. Von der Stelle an, wo eine Segmentirung des Urnierenblastems nicht mehr zu erkennen ist, erscheinen auch die genannten Verbindungen ununterbrochen. Die beiden ersten Verbindungen deuten gewiss darauf hin, dass das Urnierenblastem Elemente sowohl von der Mittelplatte als von der Segmental- oder Urwirbelplatte bezieht. Ob dies der alleinige Ursprung desselben sei, oder ob ein Theil in loco entstehe, kann natürlich aus diesen Bildern nicht herausgelesen werden. Wahrscheinlich ist es aber a priori, dass das Urnierenblastem als Leiste der Mittelplatte und der Segmentalplatte entstehe und dann selbständig nach hinten zu wachse unter Erhaltung schmaler Verbindun-

gen mit seinem Mutterboden. Der nach der Aorta verlaufende Fortsatz bildet wohl die Anlage des für den Glomerulus bestimmten Gefässzweigchens.

Das Wachsthum des Wolff'schen Körpers geht demnach so vor sich, dass das Blastem, von oben beginnend, durch Segmentirung in die Anlagen der Querkanälchen zerfällt, diese dann mit vorschreitender Entwicklung nach obenhin, d. h. proximalwärts, sich Platz geben und ihre Verbindung mit dem Peritonealepithel und den Ursegmenten lösen. Am unteren Ende der Urniere entstehen also neue Harnkanälchen; durch diese Apposition findet das Wachsthum statt. Dieselbe dauert aber nur so lange, als das vorgebildete Urnierenblastem Bildungsmaterial liefert. Bei Embryo II ist es bereits aufgebraucht. Während dieses Wachsthums rückt die obere Grenze der Urniere proximalwärts bis sie den Lungenrand erreicht hat. Dies geschieht durch das Auseinanderweichen der bereits gebildeten Kanälchen nach oben hin und durch die Apposition neuer Kanälchen am unteren Ende; sodann findet, wie eine Vergleichung unserer beiden Embryonen zeigt, auch eine Verschiebung der Drüse in toto statt, indem die Einmündung des Wolff'schen Ganges in den Darm etwas nach oben rückt (vgl. Fig. 1 u. 2). Trotzdem wir eine successive Bildung der Harnkanälchen von oben nach unten annehmen müssen, ist der Abstand derselben nicht etwa ein nach oben hin zunehmender; es wächst mithin die Drüse dort, wo die Kanälchen eine bestimmte Ausbildung erfahren haben, gleichmässig weiter im Verhältniss des allgemeinen Körperwachsthums. Zu oberst erfahren sie sogar, trotzdem dort die ältesten liegen — vielleicht in Folge der Einengung durch die V. cardinalis — eine leichte Verkümmerung. Ob in noch früheren Entwicklungsstadien (als unser Embryo I es zeigt) im ursprünglichsten, also im jetzigen obersten, Theile der Urniere die Bildung der Kanälchen in anderer Weise vor sich gehe, so dass z. B. einzelne Kanälchen aus von vornherein isolirten Einwucherungen des Pleuroperitonealepithels entstehen, wie dies von einigen Forschern bei Thieren beobachtet worden ist (s. unten), kann aus unseren Bildern nicht bestimmt werden.

Der Umstand, dass, mit Ausnahme der beiden auf den Figuren 12 und 13 gegebenen, nicht ganz normal entwickelten, sämmtliche Querkanälchen-Anlagen vom Peritonealepithel gelöst sind und als ganz selbständige Gebilde in der Wolff'-

schen Leiste liegen, zusammen mit der Thatsache, dass die Querkanälchen von Embryo I zu Embryo II ganz im Verhältniss des Längswachsthums der Körper auseinander gerückt sind, beweist zur Genüge, dass auf diesen Stadien neue Anlagen von Kanälchen vom Peritonealepithel aus, etwa zwischen den bereits gebildeten, nicht vorkommen und dass die Vermehrung derselben einzig und allein nur am unteren Ende stattfindet.

Mit Bezug auf die Entstehung der Windungen der Kanälchen steht so viel fest, dass sehr bald nach Abschnürung der Anlage aus dem Blastem die drei Windungen zu unterscheiden sind; allerdings in einer Gestalt wie sie Fig. 12 zeigt. Rasch bilden sie sich aber zu einem Grade der Vollkommenheit aus, auf welchem sie nicht mehr weit hinter den gewiss bereits funktionsfähigen des Embryo II stehen. Sie bilden von Anfang an ununterbrochene Kanäle, das heisst, es wird nicht jeder Schenkel für sich angelegt. Der erste Schenkel tritt schon in den ersten Entwicklungsphasen mit dem Wolff'schen Gang in Verbindung. Ein Entgegenwachsen der Wand des Wolff'schen Ganges ist unwahrscheinlich; es kann durch zufällige Schnittrichtung des bereits einmündenden Kanälchens vorgetäuscht werden.

Was die Entstehung des Lumens in den Kanälchen betrifft, so geht aus meinen Präparaten mit Bestimmtheit hervor, dass, wenigstens im unteren Theil der Urniere, nicht von Anfang an eine Lichtung vorhanden ist, die Kanälchen also nicht abgeschnürte Partien bereits vorhandener Höhlen darstellen können. In demjenigen Abschnitte des Urnierenblastems, in welchem die Segmentirung in einzelne zu Kanälchen bestimmte Zellgruppen eben erst begonnen hat, ist von Andeutung an ein Lumen nichts vorhanden. Proximalwärts treffen wir zunächst auf solche Anlagen, welche im Centrum weniger dichte Gruppirung der Zellen wahrnehmen lassen; es ist dies bereits eine Andeutung an eine Lichtung. Die Elemente stellen sich dann radiär gegen das Centrum; die Zellkerne weichen etwas zurück in centrifugaler Richtung und endlich zeigt sich eine deutliche Lichtung (s. Fig. 3). Dieselbe ist wenig grösser als der Umfang einer Zelle, durch ganz scharfe Contouren begrenzt und enthält im Innern öfters eine Substanz, welche mehr als andere Parthien das Eosin behält. Diese Bilderfolge erweckt den Eindruck, als

ob die Lichtung durch Auseinandertreten der Zellen — vielleicht infolge Secretion einer Flüssigkeit — entstehe.

Wie bereits oben angedeutet, bekommen wir bei der Entstehung der Glomeruli Bilder, welche auf eine Bildung des Lumens durch Zerfall der centralen Zellen hinweist: Zellhaufen mit centraler Lichtung, welche durch stark gekörnte, schlecht färbbare Zellen unregelmässig und nicht scharf begrenzt ist. Diese Bilder sprechen gegen die Ansicht von Bornhaupt und Braun, welche (beim Hühnchen und den Reptilien) annehmen, dass das erste Blut der Malpighi'schen Körperchen in loco entstehe, durch Umwandlung der centralen Zellen in Blutkörperchen oder durch Abschnürungen von der Wand. Ich habe auch (s. oben), ganz im Gegensatz zu diesen Autoren, hervorgehoben, dass schon bevor die Glomeruli Blut enthalten, Gefässanlagen von Aorta und Cardinalvene zu ihnen herantreten.

Auch über die Entstehung der Urnierenkanälchen sind die Forscher verschiedener Ansicht.

Waldeyer erklärt sie für directe Sprossen des Urnierenganges. His macht bei der Beschreibung des Embryo α die Bemerkung: die Wanddicke des Wolff'schen Ganges betrage fast das Doppelte von derjenigen des späteren Wolff'schen Ganges und dies würde ihn veranlassen, auf Entstehung der Kanälchen aus dem Wolff'schen Gange durch Verdünnung und Faltung der Wand zu schliessen, wenn nicht, fügt er hinzu, für sämmtliche Wirbelthiere die Entstehung desselben aus dem Epithel der Leiste nachgewiesen wäre. Doch leitet er selbst in seinen „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes (1868)“ die Querkanälchen gerade wie den Wolff'schen Gang aus den Urwirbelkernen ab.

Bornhaupt ist der Ansicht, dass die Urnierenkanälchen sich aus dem Urnierenblastem, jener zwischen Mittel- und Urwirbelplatte sich hinziehenden Zellmasse, die aus dem Mesoderm hervorgegangen ist, herausdifferenziren. Remak, Egli, Balfour, Bernoff, v. Mihalkovicz vertreten die nämliche Anschauung.

M. Braun findet bei den Reptilien die Entstehung der Kanälchen aus soliden Sprossen des Peritonealepithels in die Mittelplatte hinein. Die Sprossen, welche der Zahl nach den Körpersegmenten entsprechen, wandeln sich zu Bläschen um. Diese treten durch einen Fortsatz mit dem Wolff'schen Gang in Verbindung, verlieren den Zusammenhang mit dem Peritonealepithel und werden zu den Malpighi'schen Körpern, während jene Fortsätze die Kanälchen darstellen. Bei den Anamnia bleibe die Verbindung der Bläschen (Segmentalbläschen nennt er sie) mit dem Peritonealepithel das ganze Leben hindurch.

Kölliker lässt die Urnierenkanälchen beim Hühnchen als keulen-

oder kolbenförmige Divertikel von der Bauchhöhle aus entstehen. Die Oeffnung in die Bauchhöhle ist rundlich, klein, schwer erkennbar. Die Verbindung mit der Bauchhöhle löst sich erst, nachdem die Schläuche mit dem Wolff'schen Gang sich verbunden haben. Beim Kaninchen entstehen sie als kolbenförmige Wucherung der Mittelplatte ohne Höhlung.

Siemerling leitet die Kanälchen ebenfalls vom Peritonealepithel ab.

Renson unterscheidet zwischen vorderer und hinterer Partie des Wolff'schen Körpers. Vorn entstehen die Urnierenkanälchen aus Zellsträngen, welche vom Pleuroperitonealepithel ausgehen; hinten differenziren sie sich aus der „masse intermédiaire", welche ihrerseits durch Wucherung des Pleuroperitonealepithels entstanden ist, heraus. Die Zellen derselben gruppiren sich um kleine Lacunen, welche Ueberreste der Verbindungskanäle zwischen Urwirbelhöhle und Coelom sind, und bilden so die Kanälchen mit Lumen (Untersuchungen an Hühnchen, Kaninchen, Ratten).

Sedgwick nimmt auch vorn directe Entwicklung aus dem Peritonealepithel, hinten solche aus der intermediären Zellmasse, welche vom Epithel stammt, an. Die secundären und tertiären Kanälchen seien Ausstülpungen des Wolff'schen Ganges.

Janosik leitet einen Theil der Kanälchen von isolirten Sprossen des Peritonealepithels ab. Ein anderer Theil entstehe dadurch, dass das Urnierenblastem, eben jene „masse intermédiaire", in Gruppen zerfalle, welche sich durch Einschmelzung der centralen Zellen in Bläschen umwandeln. Das Urnierenblastem gehe aus dem Peritonealepithel hervor, wachse aber nach hinten eine Strecke weit frei, ohne Verbindung mit dem Epithel, fort. Die secundären Kanälchen entstehen aus den primären, die tertiären aus den secundären; neue Einstülpung des Epithels kommt nicht vor.

Hertwig sagt in seinem Lehrbuche, die Untersuchungsresultate der Forscher zusammenfassend: Die Urnierenkanälchen entstehen dadurch, dass aus dem Epithel der Leibeshöhle (mittleres Keimblatt) hohle oder solide Zellstränge, zuweilen in segmentaler Anordnung hervorsprossen und dem seitlich gelegenen Wolff'schen Gang in querer Richtung entgegenwachsen. Bei den höhern Wirbelthieren ist die Entwicklung des Wolff'schen Körpers eine gewissermassen verkürzte, insofern als an ihrem hintern Abschnitt sich ein Hervorsprossen einzelner Urnierenkanälchen aus dem Epithel der Leibeshöhle nicht beobachten lässt, diese sich vielmehr aus einem zusammenhängenden, vom mittleren Keimblatt abstammenden Zellenstreifen, aus einem Urnierenblastem, zu sondern scheinen. Bei einem Theil der amnionlosen Wirbelthiere (Amphibien, einige Selachier) bleibt die Urniere mit der Leibeshöhle durch zahlreiche Flimmertrichter (Nephrostome) in offener Verbindung, während bei allen Amnioten die Urnierenkanälchen einen genetisch begründeten Zusammenhang mit der Leibeshöhle durch Schwund der Flimmertrichter frühzeitig aufgeben.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V u. VI.

Fig. 1. Sagittaler Medianschnitt von Embryo I, durch Reconstruction gewonnen; in 50facher Vergrösserung.

Schraffirt ist die Hautdecke; hell schattirt das Centralnervensystem; dunkler das Aortensystem und die Umbilicalarterie; schwarz der Verdauungstractus mit seinen Anhängen.

H. Herz; Lg. Lungenanlage; Lb. Leberanlage; d. o. e. ductus omphalo-entericus; Cl. Cloake; All. Allantois; Wg. Wolff'scher Gang; A. u. Arteria umbilicalis; 2. und 3. Kiemengang; Am. Amnios.

Fig. 2. Sagittaler Medianschnitt von Embryo II, durch Reconstruction gewonnen; in 26facher Vergrösserung.

Schattirung wie bei Fig. 1.

Bezeichnung wie oben. O. Ohranlage; A. Auge; P. Pankreasanlage; N. Nierenanlage.

Fig. 3, 4, 5, 6 zeigen von Embryo I den Wolff'schen Gang in seinem untersten Verlaufe. Die Zeichnungen sind nach Photographien in ca. 250facher Vergrösserung angefertigt.

Fig. 3 ist aus einem tangentialen Schnitt des Steisses, durch welchen die Aorta, der Wolff'sche Körper und sein Ausführungsgang der Länge nach getroffen sind. Das Bild stellt nur die eine Hälfte des Schnittes, und diese nur theilweise, dar. Ao. Aorta; Hk. Anlage der Harnkanälchen der Urniere; Wg. Wolff'scher Gang; Lh. Leibeshöhle (von der gerade noch das unterste Ende getroffen ist); Ep. Epidermis.

Fig. 4 gibt ein Stück aus einem um 0,14 mm distal gelegenen Schnitt. Die Leibeshöhle ist stärker getroffen; Aorta, Wolff'scher Gang und Urnierenkanälchenanlage sind schief getroffen. Die Anlage des Wolff'schen Ganges (Wg.) steht mit der Epidermis in Verbindung. Uw. Urwirbel (nahe an einem Segmentaleinschnitt getroffen).

Fig. 5. Schnitt vom Schwanzende 0,29 mm weiter distal. Rm. Rückenmarksanlage; D. Darm oder Cloake; U. E. untere Extremität. Der Wolff'sche Gang (Wg.) steht mit der Epidermis in Zusammenhang.

Fig. 6. 3 Schnitte weiter distal. Bezeichnung wie vorhin. Die Anlage der unteren Extremität ist tangential getroffen und verschwindet in den nächsten Schnitten ganz.

Fig. 7 (a, b, c, d, e, f) veranschaulichen die Vereinigung der Nierengänge mit den Wolff'schen Gängen und ihre gemeinsame Einmündung in die Cloake bei Embryo II. Ng. Nierengang; Wg. Wolff'scher Gang; D. Darm; Lh. Leibeshöhle. A. u. Arteria uterina; Cl. Cloake; S. ug. Sinus urogenitalis; All. Allantois.

Auf Fig. f bezeichnet das an der Cloake unten abgeschnürte Stückchen den Durchschnitt eines kleinen Blindsackes, welcher auf der ventralen Seite der Cloake sich nach dem Schwanzende zu ausstülpt und wohl bei der Bildung des Afters eine Rolle spielt.

Fig. 8, 9, 10, 11. Querschnitte der Wolff'schen Leiste von Embryo II. 8, 10, 11 von der linken, 9 von der rechten Seite. Ao. Aorta; Lh. Leibeshöhle; V. c. vena cardinalis; M. Mesenterium; Bw. seitliche Bauchwand. Gez. mit Hartnack 7; Oc. 3 halb ausgezog. Tubus.

Fig. 8 vom ersten, d. h. obersten Viertel des Wolff'schen Körpers. Die v. card. drängt Harnkanälchen und Glomerulus etwas nach innen. In noch höher gelegenen Schnitten ist das noch in viel höherem Grade der Fall. Die querdurchschnittenen Harnkanälchen gehören der zweiten Windung an; sie sind stark ausgeweitet; ihre Wandung ist einschichtig.

Fig. 9 aus dem dritten Viertel des Wolff'schen Körpers. Die v. card. hat sich bedeutend zurückgezogen. Uebergang der ersten Windung des Harnkanälchens in die zweite. Glomerulus ein mit Blutkörperchen angefülltes, einkammeriges Säckchen (weder in den vorangehenden, noch in den nachfolgenden Schnitten ist etwas von einem Septum im Glomerulus zu sehen).

Fig. 10, ebenfalls aus dem dritten Abschnitt. Ganz ähnliches Verhalten des Glomerulus wie vorhin. Zweite Windung durch Verdickung ihrer Wandungen spindelförmig aufgetrieben; Uebergang in Malpighi'sche Kapsel.

Fig. 11, vom untersten Viertel. Wolff'scher Gang ganz nahe am Glomerulus. Letzterer erst in Bildung begriffen, noch blutlos; durch Zerfall der centralen Zellen bildet sich ein Lumen.

Fig. 12 u. 13 geben Durchschnitte der Wolff'schen Leiste des Embryo II von der linken Seite. Sie sind nach Photographien in circa 250facher Vergrösserung (Fig. 13 etwas grösser) hergestellt und zeigen, wie ein Zusammenhang der Urnierenkanälchen mit dem Peritonealepithel, aus der Zeit der Entstehung derselben, erhalten bleiben kann. Der Unterschied im Bau des Wolff'schen Ganges ist auf diesen beiden Zeichnungen sehr deutlich. Fig. 12 stammt ungefähr aus der Mitte der Urniere; Fig. 13 vom obern Ende.

Bezeichnung wie vorhin. Uwh. Urwirbelhöhle (Segmentalhöhle).

Ueber den Bau und die Entwicklung des Distomum cylindraceum Zed.

Von

Dr. v. Linstow in Göttingen.

Hierzu Tafel VII und VIII.

Distomum cylindraceum ist eine seit mehr als anderthalb Jahrhunderten[1]) bekannte Trematodenart, nichtsdestoweniger ist unsere Kenntniss derselben höchst mangelhaft; soweit sie sich auf die Anatomie erstreckt, ist sie unvollkommen und theilweise unrichtig, von der Histologie ist fast nichts, von der Entwickelung gar nichts bekannt, soweit sie die Larven betrifft. In der Göttinger Gegend kommt die Art massenhaft in den Lungen von Rana temporaria vor, bis zu 12 Exemplaren in einer Lunge, so dass es oft erstaunlich ist, wie der Frosch noch athmen und leben konnte; manchmal erscheint eine solche von zahlreichen Distomen bewohnte Lunge gar nicht mehr lufthaltig und in dem Zustande einer chronischen Entzündung. Von anderen Forschern wurde das Distomum ausser in Rana temporaria (oxyrhinus und platyrhinus) auch in der Lunge von Rana esculenta, Hyla arborea und Bufo vulgaris gefunden. Swammerdam fand den Parasiten in der Froschlunge fast regelmässig, oft 6 Exemplare beisammen.

Die Grösse wird von Dujardin auf 6—10, von Diesing auf 6, 8—15, 8, von Olsson auf 4, von Pagenstecher auf bis 20 mm angegeben; meine Exemplare aus einjährigen, einmal überwinterten Fröschen waren 6—7 mm lang und 1,5 mm breit, solche aus grossen, mehrjährigen aber bis 13 mm lang und 2 mm breit.

1) J. Swammerdam, Biblia naturae, Leydae 1737, pag. 803—804.

Das Distomum scheint sehr langsam zu wachsen und glaube ich, dass seine Grösse mit der des Frosches, den es bewohnt, in einem gewissen Verhältniss steht; denn ich fand kleine, junge Exemplare nur in ebensolchen Fröschen, mittelgrosse und grosse ebenfalls nur wiederum in solchen Fröschen, so dass es scheint, als ob die letzteren sich in ihrem ersten Lebensjahre mit diesem Parasiten inficiren, der dann im selben Maasse wächst, wie wir durch Zeller ein ähnliches Verhältniss zwischen dem Frosch und Polystomum integerrimum kennen, später aber keine solche Distomen mehr aufnehmen. Distomum cylindraceum ist zu einem Studium der Anatomie und besonders der Histologie nur in einem ganz bestimmten Alter oder einer Grösse geeignet; die Exemplare müssen etwa 4,5 mm lang und 1,4 mm breit sein, wie man sie in zweijährigen Fröschen findet; in jüngeren fehlen die Geschlechtsorgane ganz oder zum Theil, ältere aber entarten in ihrer hinteren Körperhälfte zu Eiersäcken, an denen ein Erkennen feiner histologischer Details ganz unmöglich ist; in diesem Zustande bildet Pagenstecher[1]) ein Thier ab.

Die Hautschicht der Distomen hat Kerbert[2]) untersucht und beschrieben und an derselben drei Abtheilungen, nämlich a. die Cuticula als äusserste, feine Grenzschicht, b. die stärkere, von Stacheln durchsetzte Epidermis, ein zelliges Epithel und c. die Basilarmembran, in der die Stacheln wurzeln, unterschieden; bei älteren Exemplaren können Cuticula und Epidermis verloren gehen, sodass die mit Stacheln besetzte Basilarmembran frei zu Tage liegt; andere Forscher sehen nicht diese 3 Schichten a, b und c, sondern nur die mittelste b, so Looss[3]) bei Distomum palliatum, speciell bei Distomum cylindraceum aber Ziegler[4]) und Pachinger[5]).

---

1) H. A. Pagenstecher, Trematodenlarven und Trematoden, Heidelberg 1857, Taf. V, Fig. III.

2) Beitrag zur Kenntniss der Trematoden, Bonn 1881, pag. 531, Taf. XXVI, Fig. 4—5.

3) A. Looss, Beiträge zur Kenntniss der Trematoden, Leipzig 1885, pag. 5, Taf. XXIII, Fig. 4C.

4) H. E. Ziegler, Bucephalus und Gasterostomum, Leipzig 1883, pag. 14, Taf. XXXIII, Fig. 26h.

5) A. Pachinger, Neuere Beiträge zur Anat. u. Physiol. d. Trematoden, Klausenburg 1888, Taf. II, Fig. 18a.

Die Grenzschicht besteht bei letzterer Art aus 3 Lagen, einer feinen, homogenen Cuticula (Fig. 8, a), einer 0,0078 mm dicken, von Stacheln durchsetzten Epidermis (b) und einer Basilarmembran (c), in der die Stacheln wurzeln; die letzteren sind rückwärts gerichtet und stehen in regelmässigen Querreihen.

Unter der Hautschicht der Distomen finden Ziegler und Pachinger eine Lage Ring- und Längsmuskeln, Looss eine Ring-, Längs- und Diagonalmuskellage; ich finde bei D. cylindraceum eine continuirliche Ringmuskelschicht (Fig. 8, d) und darunter eine unterbrochene Längs- und Diagonalmuskellage (e); letztere besteht aus durchschnittlich 0,01 mm breiten Muskelfasern, die in Abständen von etwa 0,046 mm stehen; der Winkel, den die beiden Systeme der Diagonalmuskeln mit einander bilden, ist ein spitzer, wenn das Thier gestreckt, und ein stumpfer, wenn es contrahirt ist; man erkennt diese letzteren Muskeln sehr gut an etwas macerirten Thieren; die Hautmuskelschicht ist zusammen 0,0026 mm dick.

Die Subcuticularschicht (Fig. 8, f) besteht aus einer mehrfachen Lage von Zellen, die sich mit Boraxcarmin schwach färben; die kugelförmigen, sich lebhaft färbenden Kerne mit Kernkörperchen sind 0,0052 mm gross. Ziegler nennt die Subcuticularschicht eine feinfilzige Gewebslage mit vielen Kernen, die ohne scharfe Abgrenzung in das ähnlich aussehende, aber an Kernen arme Parenchym übergeht, so dass ich annehme, dass er nur grössere, ältere Exemplare untersucht hat, bei denen die zellige Structur, schliesslich auch die Kerne schwinden. Bei Distomum hepaticum liegt nach Sommer eine Drüsenschicht über und eine unter der Hautmuskellage. Die Bedeutung der Subcuticularschicht ist nicht erkennbar; dass sie nicht die Matrix der Hautschicht ist, erhellt ohne weiteres daraus, dass zwischen beiden die Hautmuskeln liegen; auch als Matrix der letzteren kann sie nicht aufgefasst werden, da eine solche bei den viel mächtigeren Parenchymmuskeln ganz fehlt; letztere bestehen aus Dorsoventral- (Fig. 5) und sparsameren Längsmuskeln; sie erscheinen als lange, achromatische, spindelförmige Zellen mit kleinem, elliptischem Kern und Kernkörperchen (Fig. 24, a).

Das Körperparenchym ist bei jungen Exemplaren zellig (Fig. 8, g); die Zellen bleiben im Gegensatz zu denen der Subcuticularschicht völlig ungefärbt; lebhaft aber färben sich die

sparsamen, kugelförmigen, 0,005 mm grossen Kerne; bei älteren Exemplaren wird das Parenchym fibrillär und die Kerne schwinden immer mehr und mehr.

Im Parenchym zerstreut liegen grosse Drüsenzellen (Fig. 17), die sich ganz färben, der Kern schwächer, als der granulirte Zellleib; die unregelmässig rundliche Zelle ist durchschnittlich 0,023 mm gross, der Kern 0,013 mm und das sich lebhaft färbende Kernkörperchen 0,0046 mm; die letzteren beiden haben ebenfalls ein granulirtes Aussehen. Ziegler[1]) hat diese Drüsenzellen auch gesehen, Pachinger[2]) aber lässt solche in der „Peritonealwand" liegen, was mir nicht verständlich ist.

Die relative Grösse der Saugnäpfe wird von den einzelnen Autoren sehr verschieden angegeben; Rudolphi[3]) sagt bei Schilderung der Art „poris orbicularibus, ventrali majore"; denselben Irrthum begeht Diesing[4]), wenn er angiebt „acetabulum ore parum majus"; ebenfalls ungenau ist die Schilderung von Olsson[5]), wenn er sagt „Acetabulum magnitudine os subaequans"; Dujardin[6]) dagegen giebt das Verhältniss richtig an, indem er den Mundsaugnapf 0,80, den Bauchsagnapf 0,58 mm gross nennt. Ich finde den Mundsaugnapf 0,54 mm und den Bauchsaugnapf 0,36 mm gross; oft erscheinen sie nicht kreisrund, sondern queroval, wo dann ersterer 0,50 mm lang und 0,58 mm breit, letzterer 0,32 mm lang und 0,40 mm breit ist. Pachinger's Angaben, der für Distomum cylindraceum einen winzig kleinen Bauchsaugnapf zeichnet, der etwa $^{1}/_{20}$ der Körperbreite misst, während er bei meinen Exemplaren etwa $^{1}/_{3}$ derselben einnimmt, stimmen so wenig mit den sonst beobachteten Verhältnissen, dass ich fast glaube, er habe eine andere Art vor sich gehabt. Was den Bau der Saugnäpfe betrifft, so finden Leuckart[7]) und Looss bei den Distomen 3 Muskelsysteme, innen Aequatorialfasern, darunter eine

1) l. c. Taf. XXXIII, Fig. 26 d.

2) l. c. pag. 18, Taf. II, Fig. 1.

3) Entozoorum synopsis, Berolini 1819, pag. 106.

4) Systema helminthum I, Vindobonae 1850, pag. 368.

5) P. Olsson, Bidrag till Skandinaviens helminthfauna, Stockholm 1876, pag. 14.

6) Histoire naturelle des helminthes, Paris 1845, pag. 396.

7) Die menschlichen Parasiten, I, Leipzig u. Heidelberg 1863, pag. 461.

feinere Schicht von Meridionalfasern und dann eine äussere von Ringfasern, im Innern die mächtige Lage der Radiärfasern; ebenso findet Sommer[1]) zunächst eine Aequatorial- oder Ring-, dann eine Meridional- und hierauf als Hauptmasse eine gewaltige Radiärfaserschicht. Bei Distomum cylindraceum finden wir die den Hohlraum begrenzende Fläche der Saugnäpfe mit einer Fortsetzung der Cuticula ausgekleidet, darunter liegt eine Meridionalmuskelschicht, unter dieser eine von Aequatorialfasern, die an der Aussenwand der Saugnäpfe fehlt, und hierauf folgt die mächtige Radiärmuskelmasse, in welche, besonders an der Aussenfläche, viele granulirte Kerne eingelagert sind (Fig. 2).

Der Schlundkopf oder Pharynx (Fig. 2) zeigt dieselbe Anordnung der Muskeln wie die Saugnäpfe, jedoch mit dem Unterschiede, dass hier Aequatorialfasern auch an der Aussenwand liegen; in die Masse der Radiärmuskeln sind sehr grosse ovale Zellen mit kugelrundem Kern und sich lebhaft färbendem Kernkörperchen eingelagert (Fig. 2).

Der Mundsaugnapf ist schräg nach der Bauchseite und vorn, der Bauchsaugnapf nach der Bauchseite geöffnet; beim Saugen legen sich beide fest an ihre Unterlage und durch Contraction der Radiärmuskeln wird ein luftverdünnter Raum gebildet, wodurch die Saugnäpfe an die Unterlage gedrückt werden; dabei legt sich der Schlundkopf fest in die Oeffnung des Mundsaugnapfes, so dass er diese wie mit einem Stempel schliesst; ist der Mundsaugnapf mit Blut der Froschlunge gefüllt, so entfernt der Schlundkopf sich wieder etwas von ersterem, durch Contraction der Radiärmuskeln füllt er sich mit Blut, worauf er sich wieder an den Mundsaugnapf legt, um nach vorn abgeschlossen zu werden, und durch Erschlaffen der Radiärmuskeln und Contraction der Meridional- und Aequatorialmuskeln treibt er das aufgesaugte Blut in die Darmschenkel.

Um den Hinterrand des Mundsaugnapfes und den ganzen Schlundkopf sind Speicheldrüsen gelagert; ihr ganzer Zellleib färbt sich lebhaft, sie enthalten stets mehrere kugelförmige Kerne (Fig. 24) und ihre Ausmündungsgänge durchsetzen die dicke Muskelmasse des Mundsaugnapfes und des Schlundkopfes und führen in deren Lumen. Die Speicheldrüsen sind an anderen

1) Die Anatomie des Leberegels, Leipzig 1880, pag. 25.

Distomen von Kerbert und Looss beschrieben und abgebildet. Aus dem Schlundkopfe entspringt ein kurzer, unpaarer Darm (Fig. 1), der sich bald in zwei Schenkel theilt, die am Schwanzende blind endigen; das unpaare Stück besteht aus einer starken Ringmuskellage (Fig. 13); aussen ist dieselbe von Kernen umgeben, innen legt sich an sie eine Basalmembran, auf der eine in das Lumen hineinragende Epithelschicht sitzt.

Die paarigen Darmschenkel verlaufen in der Rückenhälfte des Thieres (Fig. 7) und sind ebenso gebildet wie der unpaare Theil, nur ist die Muskulatur viel schwächer und das Epithel viel mächtiger entwickelt als dort; eine umhüllende Kernschicht fehlt; die Epithelzellen sind conisch zugespitzt und auffallend gross bei jugendlichen Exemplaren (Fig. 12); sie führen an ihrer Basis einen kugelförmigen Kern und mitunter in der Mitte einen sich stark färbenden ovalen; bei ganz jungen Exemplaren sind die Darmschenkel besonders gross (Fig. 26) und werden bei zunehmendem Alter immer enger; schliesslich atrophirt das Epithel und seine Kerne und Kernkörperchen färben sich gar nicht mehr, sondern erscheinen glänzend. Auf Flächenschnitten erscheint bei jungen Exemplaren eine Epithelzelle länglich rund (Fig. 20). Die kugelrunden Kerne sind 0,0063 mm gross und die Kernkörperchen färben sich lebhaft, der Zellleib gar nicht. Oft findet man die Darmschenkel strotzend mit Blut der Froschlunge gefüllt. Nach Pachinger[1]) liegen die Darmepithelzellen mit dem das Lumen begrenzenden Theile in einer Ebene und senden von hier aus sehr feine, fadenförmige Pseudopodien in das Lumen, die ich niemals gesehen habe; meine Beobachtungen stimmen dagegen mit denen von Kerbert[2]) überein, die an Distomum Westermani = pulmonale oder Ringeri gemacht wurden.

Der Hauptstamm des Excretionsgefässes (Fig. 1, gf) verläuft in der Rückenhälfte (Fig. 26) in der Mittellinie des Thieres vom Schwanzende nach vorn längs der Rückenseite der Hoden bis etwa zur Höhe der Schalendrüse, wo es sich in zwei kurze, kolbige Aeste theilt (Fig. 6); dicht vor der Mündung bemerkt man eine kleine blasenförmige Erweiterung (Fig. 1); es besteht, von innen nach aussen gerechnet, aus einem gekernten

1) l. c. pag. 15, Taf. II, Fig. 2.
2) l. c. Taf. XXVI, Fig. 8.

Epithel (Fig. 15, ep), einer Basalmembran, einer Ring- und einer Längsfaserschicht, an die sich eine Radiärmuskellage setzt; im weiteren Verlauf wird die Wandung zarter, die viel kleiner gewordenen Epithelzellen ragen rundlich in das Lumen hinein (Fig. 14) und die Längs- und Radiärmuskeln schwinden. Von diesem Hauptstamme gehen feine Gefässe zweiter Ordnung ab (Fig. 5); einen ähnlichen Hauptstamm, der sich vorn in zwei blinde Endäste gabelt, beschreibt Olsson[1]) bei Distomum furcigerum und Distomum Somateriae; die Darstellung, welche Pachinger[2]) von der Vesicula excretoria bei Distomum cylindraceum gibt, passt für die von mir untersuchten Präparate nicht; was hier Ringmuskelschicht genannt ist, scheinen die grossen Epithelzellen zu sein.

Das Nervensystem besteht aus zwei grossen Ganglien, die in dem Winkel liegen, welchen Mundsaugnapf und Schlundkopf mit einander bilden (Fig. 1, gg); verbunden werden sie durch eine Commissur, welche an der Rückenseite des Vorderendes des Schlundkopfes verläuft (Fig. 2 cm); von den Ganglien gehen nach vorn kleine Nerven zum Mundsaugnapf, nach hinten aber sechs grosse, von denen die vier äusseren an der Bauch-, die zwei inneren an der Rückenseite verlaufen (Fig. 5 und 7); das Gewebe der Ganglien, der sie verbindenden Commissur und der Nerven ist ein fibrilläres, in das sparsam Ganglienzellen eingelagert sind; diese erscheinen undeutlich contourirt, fein und dicht granulirt, mit kugelförmigem, ganz achromatischem Kern und sich stark färbendem Kernkörperchen (Fig. 23). Die Längsnerven verlaufen in der Subcuticularschicht. Die Anordnung des Nervensystems von Distomum cylindraceum schildert Pachinger[3]) und lässt er die äusseren Längsnerven breit an der Aussenseite des Endes der Darmschenkel anliegen.

Die Geschlechtsorgane, die man nur bei jungen Exemplaren untersuchen kann, da bei den alten Hoden, Keimstock und Schalendrüse mehr und mehr schwinden zu Gunsten des sich immer mächtiger entwickelnden Uterus, haben die bei den Trematoden gewöhnliche Anordnung; in der hinteren Körperhälfte liegen

1) l. c. Taf. II, Fig. 5; Taf. III, Fig. 2.
2) l. c. Taf, II, Fig. 10; Taf. I, B, v.
3) l. c. pag. 17, Taf. I, Fig. B, f.

zwei Hoden (Fig. 1, h), davor die Schalendrüse, vor dieser der Keimstock, die Dotterstöcke beiderseits seitlich von der Bifurcation des Darms bis zu der Grenze zwischen den beiden Hoden reichend; die männliche Samenblase und der Cirrusbeutel umgeben halbmondförmig die linke Seite des Bauchsaugnapfes (Fig. 1, cb) und beide Geschlechtsöffnungen liegen dicht vor letzterem; der Uterus aber beginnt im Centrum der Schalendrüse, verläuft von da geschlängelt bis zum Schwanzende und biegt hier wieder nach vorn um, um an der bezeichneten Stelle zu münden. Pachinger[1]) findet bei unserer Art nur eine Geschlechtsöffnung, die seiner Zeichnung nach etwa neun Durchmesser des Bauchsaugnapfes weit von diesem entfernt nach vorn liegt, mitunter auch eine seitliche Stellung zeigen soll[2]), während bereits Pagenstecher[3]) richtig angibt, dass zwei Oeffnungen dicht vor dem Vorderrande des Bauchsaugnapfes liegen; Mayer[4]) lässt wiederum nur eine Geschlechtsöffnung dicht hinter dem Schlundkopfe liegen. Ich finde die Geschlechtsöffnungen dicht vor dem Vorderrand des Bauchsaugnapfes, ihm zunächst die männliche, längsoval, die Oeffnung 0,039 mm lang und 0,026 mm breit, etwas weiter nach vorn und links die weibliche, queroval gestellt, 0,026 mm lang und 0,016 mm breit; die Mittelpunkte beider sind 0,1 mm von einander entfernt (Fig. 4). Mayer findet drei Hoden und einige Nebenhoden, Pagenstecher spricht von „einer Anzahl" Hoden; es sind nur zwei vorhanden (Fig. 1, h), die in der Rückenhälfte des Thieres liegen; sie sind queroval und bestehen aus unregelmässig polygonalen 0,0052 mm grossen Zellen mit sich schwach färbendem Kern; letztere sind die Mutterzellen, in denen sich als Tochterzellen die samenbildenden Zellen bilden, aus denen die Spermatozoen frei werden (Fig. 18). Diese, schon von Mayer beobachtet, sind sehr lang und dünn, fadenförmig mit spindelförmig verdicktem Kopfende (Fig. 27); sie sind 0,2 mm lang und 0,0006 mm breit und machen die bekannten undulirenden Bewegungen.

Vom Vorderrande eines jeden der beiden Hoden geht nach

---

1) l. c. pag. 17, Taf. I, Fig. B, f.

2) l. c. pag. 17, Taf. I, Fig. B, f.

3) pag. 43, l. c.

4) F. J. C. Mayer, Beiträge zur Anatomie der Entozoen, Bonn 1841, pag. 19, Taf. III, Fig. 13b.

vorn ein breites Vas deferens ab, und zwar an der Rückenseite des Hodens, welches die Samenmasse in die Samenblase leitet; das vom hinteren Hoden entspringende ist natürlich länger als das andere. Es besteht aus einer Tunica intima, einer Längs- und einer Ringmuskelschicht und letztere ist aussen von grossen unregelmässig rundlichen Zellen mit granulirtem, kugelförmigem Kern mit Kernkörperchen umgeben.

Die Vasa efferentia münden vorn in ein Organ, das sich halbmondförmig um die linke Aussenhälfte des Bauchsaugnapfes legt und gewöhnlich als Cirrusbeutel bezeichnet wird; in ihm liegt aber nicht nur vorn der Cirrus, sondern auch hinten hin- und hergewunden ein in der Regel strotzend mit Samenmasse gefüllter Schlauch, der als Samenblase zu bezeichnen ist, die directe Fortsetzung der Vasa efferentia, vorn in den Cirrus übergehend; die Wandung des Cirrusbeutels ist aussen eine Ring-, innen eine Längsmuskelschicht, im Innern aber findet sich eine mässige Zellenlage (Fig. 9 u. 10), die vielleicht als Prostata zu bezeichnen ist. Eine blasenartige Erweiterung des Vas deferens, wie Pachinger[1]) sie schildert, kommt bei den von mir untersuchten Exemplaren nicht vor.

Der Cirrus ist kurz und dick, am Ende kolbenförmig erweitert (Fig. 9); er wird bei der Copula hervorgedrängt, aber nicht handschuhfingerförmig aus- und eingestülpt; seine Breite beträgt 0,12 mm; bei einem kleineren Exemplar betrug der Durchmesser nach dem Ende zu 0,069 mm, weiter nach der Wurzel hin 0,036 mm; aussen und innen, das Lumen auskleidend, bemerkt man eine feine Tunica propria, dann folgt von aussen nach innen eine Längs-, eine Ring- und eine mächtige Radiärmuskellage (Fig. 10). Die Samenblase im Innern des Cirrusbeutels zeigt an ihrer Wandung Längsmuskeln.

Den Keimstock hält Dujardin für eine Vésicule séminale; er liegt hinter dem Bauchsaugnapf etwas links von der Mittellinie und in der Rückenhälfte des Körpers (Fig. 1, km), eine grosse Drüse von unregelmässig rundlicher Form, bestehend aus kugelförmigen Zellen von 0,0065 mm Durchmesser mit sehr grossem, sich schwach färbendem Kern und undeutlichem Kern-

1) l. c. Taf. I, Fig. B, r.

körperchen, die identisch sind mit den Keimzellen, die wir im Ei wiederfinden (Fig. 22).

Die Dotterstöcke nennt Dujardin ovaires; es sind traubige Drüsen von etwa 0,044 mm Länge und 0,035 mm Breite, welche die Seitenränder des Körpers im 2. und 3. Viertel einnehmen (Fig. 1, dd, Fig. 5—7, dd); zusammengesetzt sind sie aus rundlichen, granulirten, achromatischen Zellen von schwach gelblichem Aussehen und 0,01 mm Grösse; der sich mit Boraxcarmin rosaroth färbende Kern ist 0,0052 mm gross, das leuchtend rothe Kernkörperchen 0,0013 mm (Fig. 21). Alle Drüsen hängen durch Gänge zusammen, in welchen die Dotterzellen weiterbefördert werden, um sich links und rechts in einen Hauptquerast in der Höhe der Schalendrüse zu sammeln (Fig. 1, 3 dg), und beide treffen im Centrum der Schalendrüse zusammen, wo sie in einen kleinen Dottersack münden (Fig. 3 ds).

Die Schalendrüse soll nach Pachinger[1]) fehlen; ich finde sie als ein grosses hinter dem Keimstock liegendes Organ (Fig. 1, sd), zusammengesetzt aus schönen, einzelligen Drüsen mit langen Ausführungsgängen, die alle nach dem Mittelpunkt hin verlaufen (Fig. 3, sd); die kolbenförmigen Drüsen sind achromatisch und granulirt, ihr sich schwach färbender kugelförmiger Kern ist 0,0078 mm gross und das lebhaft sich färbende Kernkörperchen 0,0026 mm, während der Zellleib selber etwa 0,015 mm breit ist (Fig. 19). Bei alten Exemplaren färben der glänzende Kern und das Kernkörperchen sich gar nicht, während der Zellleib sich schwach tingirt.

Im Mittelpunkt der Schalendrüse finden wir einen kleinen Hohlraum, den Eibildungsraum (Fig. 3, eb), in den der Keimstock einen Ausmündungsgang schickt, der mit dem kleinen Dottersack in Verbindung steht und sich in einen grossen, breiten Kanal fortsetzt, der von hier in Windungen nach dem Schwanzende hinzieht, um dann wieder nach vorn biegend vor dem Bauchsaugnapf an der Bauchseite nach aussen zu münden, den Uterus oder Eiergang. Sowohl der absteigende wie der aufsteigende Ast liegen an der Bauchseite des Thiers (Fig. 6, u); das Rohr besteht aus einer Schicht von gekernten Plattenepithelien, die aussen von einer nicht zusammenhängenden Lage von Längs-

1) l. c. pag. 16.

und Ringmuskeln umgeben ist (Fig. 25). Nach der Mündung zu, etwa in der Höhe der Schalendrüse, wird die Structur eine andere und das Rohr muss nun als Vagina bezeichnet werden; hier beträgt der Durchmesser 0,049 mm, die Wandung wird sehr mächtig und besteht aus kräftigen Längs- und Ringmuskeln; dicht vor der Mündung, wo der von hinten nach vorn ziehende Kanal rechtwinklig nach der Bauchfläche zu umbiegt, finden wir ein das Lumen begrenzendes, mächtiges Cylinderepithel, darauf folgt nach aussen eine Basalmembran, hierauf ein Ring-, dann eine Längsmuskelschicht und endlich ein dichtes Zellenlager (Fig. 11). Mayer nennt den hinteren Theil des Uterus Ovarium und Pachinger[1]) beschreibt unter dem Namen Uterus ein grosses, kugelförmiges, von dem canalförmigen Eileiter verschiedenes Organ, das ich nicht zu deuten vermag. Ein Organ, das noch eher den Namen Uterus verdient, als das hier bei Distomum cylindraceum gefundene, beschreibt Looss[2]) bei Distomum reticulatum.

Vom Dottersack geht ein enges Rohr nach der Rückenfläche, wo es in der Mittellinie ausmündet, der Laurer'sche Canal (Fig. 3, lr); der kurze, bogige Verlauf ist etwas nach vorn gerichtet; das Rohr ist gleichmässig starkwandig, starr, von einer einfachen Zellschicht umgeben (Fig. 16); sein Durchmesser beträgt 0,0062 mm, das Lumen misst 0,005 mm und ist mit Dottermassen erfüllt; die Länge beträgt etwa 0,016 mm. Nach Pachinger soll der Laurer'sche Canal breit und sehr kurz sein.

Bei einigen Distomen, so nach Looss[3]) bei Distomum palliatum, soll der Laurer'sche Canal als Aussackung eine Samenblase tragen, was aber so zu verstehen ist, dass letztere an dem Uebergang zwischen dem Laurer'schen Canal und dem Beginn des Uterus mündet, und als ein Appendix des letzteren, nicht aber des ersteren aufzufassen ist. Der Laurer'sche Canal wird von Vielen immer noch ohne weiterers als Vagina oder Begattungsorgan bezeichnet; an eine immissio penis ist aber hier schon aus mechanischen Gründen gar nicht zu denken; der kolbige, 0,12 mm breite Cirrus oder Penis kann in das 0,005 mm breite Lumen

1) l. c. Taf. I, Fig. B, s.
2) l. c. Taf. XXIII, Fig. 26, U.
3) l. c. Taf. XXIII, Fig. 13, r, s, pag. 37.

des Laurer'schen Canals nicht eindringen; bei anderen Distomen z. B. bei Distomum spiculator sind die räumlichen Missverhältnisse noch viel augenscheinlicher; hier ist der bedornte Cirrus 1,3 mm lang und hat einen Umfang von 0,13 mm, während der Laurer'sche Canal 0,14 mm lang ist bei einem Umfang von 0,023 mm; an ein Eindringen des ersteren in den letzteren ist also gar kein Gedanke. Dagegen giebt es eine Reihe von Beobachtungen, dass der Cirrus zur Befruchtung in die dicht neben ihm liegende weibliche Geschlechtsöffnung, das Ende des Uterus oder Eierganges zur Begattung eingedrungen war, die ich[1]) zusammengestellt habe, und Looss[2]) bildet sogar zwei Exemplare von Distomum clavigerum in gegenseitiger Begattung ab.

Zwei Exemplare von Distomum cylindraceum aus derselben Lunge des Frosches hafteten mit den Bauchflächen an einander, und zwar waren sie mit den Bauchsaugnäpfen so verbunden, dass die Längsachsen der Körper einen spitzen Winkel mit einander bildeten; beim Einlegen in eine concentrirte Sublimatlösung zum Fixiren lösten sich die Bauchsaugnäpfe von einander, trotzdem aber blieben an einer Stelle nach vorn davon, den Geschlechtsöffnungen entsprechend, die Körper fest verbunden, so fest, dass sie für alle Manipulationen bis zum Schneiden mit dem Microtom fest an einander hafteten und eine Untersuchung der Querschnitte ergab, dass der Cirrus des einen Exemplars in die Vagina, d. h. das Ende des Eileiters oder Uterus des anderen tief eingedrungen war, und umgekehrt, oder mit anderen Worten, dass die Exemplare in wechselseitiger Begattung waren. Solche Begattungen müssen wiederholt stattfinden, denn beide Exemplare waren gross und enthielten schon viele befruchtete Eier (Fig. 7). Der Same, auf diese Weise in den Uterus gebracht, macht den umgekehrten Weg in demselben wie die Eier, er gelangt durch peristaltische Bewegungen bis in die Schwanzgegend und von da wieder nach vorn bis in den Anfangstheil des Uterus, den er strotzend erfüllt; ein Receptaculum seminis oder eine weibliche Samenblase fehlt bei unserer Art.

Ist im Eibildungsraum, dessen Wandung von Ringmuskeln umgeben ist, ein Ei gebildet, so wird es heraus und in den An-

---

1) Dieses Archiv, Bd. 33, pag. 174—177.

2) l. c. Taf. XXIII, Fig. 15.

fangstheil des Uterus hineingedrückt, und eine kleine Samenmenge strömt in den leer gewordenen Raum; von vorn tritt alsdann aus dem Keimstock eine Keimzelle in den Eibildungsraum (Fig. 3), die soeben eingetretene Samenmasse vor sich herdrängend, die in den Anfangstheil des Uterus zurückgetrieben wird, bis auf ein Samenfädchen, welches die Keimzelle umschlingt und in sie eindringt (Fig. 28), wodurch die Befruchtung vollzogen wird; von hinten dringen nun einige Dotterzellen in den Eibildungsraum, bis derselbe angefüllt ist, meistens 3 bis 4, und nun tritt das schnell erhärtende Secret der Schalendrüsen an die Peripherie des von einer Keim- und mehreren Dotterzellen gebildeten rundlichen Ballens, wodurch die Eibildung vollendet ist. Was die Begattung betrifft, so scheint auch eine Selbstbegattung möglich zu sein, da auch die allein lebenden Thiere stets befruchtete Eier führen; der Laurer'sche Canal aber dient hier zur Ableitung zu viel gebildeter Dottermassen nach aussen; wenn andere Trematodengattungen eine vom Uterus gesonderte Vagina besitzen, so hat eine solche mit dem Laurer'schen Canal der Distomen nichts gemein. Die Eier schwimmen im Anfangstheil des Uterus in einer grossen Samenmasse; zunächst erscheint ihre Schale farblos, einfach und ohne Deckel und hat die Eigenschaft, Boraxcarmin durchzulassen, so dass die Kerne im Innern sich färben; die Keimzelle liegt immer in dem etwas breiteren Theil des Eis, welcher den Eibildungsraum zuerst verliess; an diesem Pol bildet sich später der Deckel; man sieht neben der Keimzelle einen gefärbten Kern, das veränderte Samenfädchen (Fig. 29, a); alsdann lösen sich die Dotterzellen auf, nur die Kerne bleiben noch erkennbar (b); die Keimzelle schickt aber Pseudopodien in die Dottermasse, durch die sie sich vergrössert (b); bald erscheinen der Kern der Keimzelle und des Samenkörperchens gleich gross (c); nunmehr färbt die Eischale sich gelb, wird doppelt und zwar ist die innere Hülle die, welche die gelbe Farbe bedingt (d—h); am dicken Pol bildet sich ein Deckel und am entgegengesetzten zeigt die äussere Hülle oft eine kleine Verdickung (d, f), mitunter selbst eine fingerförmige Verlängerung (e); nunmehr dringen Färbungsmittel nicht mehr ein, so dass die feineren Vorgänge nicht zu beobachten sind; mehr und mehr vergrössert sich die Embryonallage auf Kosten der Dottermasse (d, e, f), man erkennt gekernte Blastomeren und vorn einen von einem Längskanal durch-

bohrten rundlichen, nach vorn und hinten eckig vortretenden Körper, der Embryonalkörper macht zuckende Bewegungen und in diesem Zustande werden die Eier geboren. Vor der Bildung des Embryo bemerkt man eine lebhafte, zitternde Molecularbewegung der Granula in den Plasmakugeln des Nahrungsdotters, die nach einiger Zeit wieder verschwindet, und die ich ähnlich in den Eiern von Holostomum cornucopiae beobachtet und geschildert habe. Die beiden Schichten der Eischale differenziren sich von selbst; die Wandung des Uterus hat keinen Einfluss auf diese Veränderung, mit der sie gar nicht in Berührung kommen, da sie zunächst überall von Samenmasse umgeben sind.

Die Grösse der Eier giebt Dujardin auf 0,043 und 0,021 mm an; ich fand sie sehr ähnlich, nämlich durchschnittlich 0,043 mm lang und 0,023 mm breit.

Die Eier gelangen massenhaft ins Freie, auf den Erdboden, wo sie vermuthlich durch Austrocknen zu Grunde gehen, und ins Wasser, wo sie sich weiter entwickeln. In den Lungen, welche von dem Distomum bewohnt werden, findet man die Eier massenhaft; durch Flimmerbewegung werden sie von hier in die Luftröhre, in den Schlund, den Magen und Darm und von da mit den Excrementen ins Freie befördert. Einen anderen Modus, durch den die Eier nach aussen gelangen, erfahren wir durch Braun[1]); derselbe beobachtete, dass Distomum cylindraceum durch die Nase von Fröschen, die soeben aus dem Winterschlaf erwacht sind, spontan auswanderte, um bald im Wasser zu sterben, wodurch dann die Eier nach Zersetzung des Distomumkörpers frei werden. Dasselbe Resultat wird aber auch durch den Tod der von Distomen bewohnten Frösche erzielt, der im Frühling massenhaft in Folge der Begattung eintritt; die Männchen umfassen bei derselben die Weibchen mit ihren Vorderbeinen so heftig und anhaltend, dass die Haut, wo die Daumenschwielen sich an die Brust der Weibchen legen, oft brandig zerstört und selbst die darunter liegende Brustwand in ein brandiges Geschwür verwandelt wird; daran sterben viele Weibchen, die man an den Stellen, wo Froschlaich im Wasser schwimmt, nicht selten todt vorfindet, und dadurch werden wieder viele Distomum-Eier frei.

1) M. Braun, Centralblatt f. Bacteriol. u. Parasitenk. VII, Jena 1890, Nr. 18, pag. 568.

Obgleich der Embryo sich in dem freien Ei bereits bewegt, ist bis zur vollen Reife desselben doch noch eine Zeit von mehreren Monaten erforderlich. Nachdem die Eier 3 Wochen im Wasser gelegen haben, bemerkt man eine beständige Bewegung der unverbrauchten Dotterkügelchen an der Oberfläche des Embryonalkörpers, hervorgerufen durch eine Flimmerhülle, die man erst erkennt, wenn man Eier vorsichtig zerdrückt. Dieselbe bildet sich aus einer Schicht, welche sich von der Oberfläche des Embryonalkörpers gesondert hat und einige Kerne enthält (Fig. 29, g).

Schon vor einem halben Jahrhundert hat Mayer[1]) die Embryonalentwicklung von Distomum cylindraceum beschrieben und abgebildet; er hat die Bewegung des Embryo im Ei, die Flimmerbewegung daselbst, das Ausschlüpfen des mit der Flimmerhülle versehenen Embryo nach Lösung des Eischalendeckels, endlich das Fortschwimmen desselben im Wasser nach Art eines Infusoriums richtig beobachtet. Das Keimbläschen soll in der Eischale zurückgelassen werden, womit wohl die unverbrauchten Dottermassen gemeint sind. v. Siebold[2]) hält die Dotterzelle für Purkinje'sche Keimbläschen und die Keimzelle für den Wagner'schen Keimfleck; nach ihm hat der Embryo ein aus- und einschiebbares, rüsselförmiges „Maul", die Bewegungen sind träge und der Körper wird anderen Embryonen mit rascher Wimperbewegung gegenübergestellt, vermuthlich also als unbewimpert gedacht. Schauinsland[3]) nennt den griffelförmigen, vor- und zurückziehbaren Theil am Kopfende einen Darmcanal, der als Rüssel vorgestülpt wird, und giebt an, dass eine Flimmerhülle im Ei zwar gebildet, aber in der Eischale zurückgelassen werde. Der Embryo ist 0,034 mm lang und 0,013 mm breit; die Flimmerhaare sind 0,0078 lang; die Scheitelgegend ist griffelförmig vorgezogen (Fig. 29, i), dahinter liegt ein von einem Canal durchbohrter Stützapparat und darauf folgen zwei von vorn nach hinten verlaufende, hinten und vorn dünne, in der Mitte verdickte Canäle. Ein Zurückbleiben der Flimmerhaut im Ei habe ich nie beobachtet; vermuthlich hat Schauinsland die volle Entwick-

---

1) l. c. pag. 26—27, Taf. III, Fig. 17 a—i.

2) Th. F. Burdach, Die Physiologie als Erfahrungswissenschaft, 2. Aufl., Leipig 1837, pag. 206—208.

3) Beitr. z. Kenntniss d. Embryonalentwicklung d. Trematoden, Jena 1883, pag. 33—34, Taf. II, Fig. 32—35.

lung des Embryo nicht abgewartet. In der leeren Eihülle blieben einige Dotterkugeln zurück (Fig. 29, h).

Der Embryo dringt in Limnaea ovata (Fig. 30) ein, verliert seine Flimmerhülle und wird nun zu einem Keimschlauch von 0,086 mm Länge und 0,042 mm Breite; der Körper ist hinten abgestutzt, vorn napfförmig eingezogen und zeigt im Innern Plasmakugeln, in seiner Wandung aber einige beständig schwingende Wimperflämmchen (Fig. 31). Dieser kleine Keimschlauch wächst mehr und mehr, und enthält zunächst Keimballen, die vielleicht als parthenogenetisch sich entwickelnde Eier aufzufassen sind (Fig. 32), endlich wird er bis 2,35 mm lang und 0,3 mm breit; die Cuticula ist 0,01 mm dick; in diesem Keimschlauch entstehen aus den Keimballen Cercarien (Fig. 33). Eine solche ist 0,33 mm lang und 0,12 mm breit; der ganze Körper ist fein bedornt; der Mundsaugnapf misst 0,077 mm, der Bauchsaugnapf 0,051 mm; der Mundsaugnapf ist durch einen langen und schmalen, lineären 0,040—0,046 mm langen Bohrstachel bewaffnet, der keine Verdickungen zeigt, wie man sie sonst bei Cercarien-Stacheln findet und in dieser seiner Form sehr charakteristisch ist (Fig. 35). Der Ruderschwanz der Cercarie (Fig. 34) ist 0,31 mm lang und an der Basis 0,046 mm breit. Vor dem Bauchsaugnapf liegt ein mächtiges Drüsenlager, von dem links und rechts zwei breite Ausführungsgänge nach vorn führen, um links und rechts vom Stachel zu münden. Sie haben den Stoff abzusondern, aus dem die die Larve einschliessende Cyste gebildet wird und zeigen dicht hinter dem Bauchsaugnapf kolbige Erweiterungen, Reservoire für die abzusondernde Masse. Hinter dem Mundsaugnapf ist der Schlundkopf sichtbar, andere Organe waren nicht erkennbar. Mitte Juni bohren die Cercarien sich aus der Sporocyste und der Leber der Schnecke heraus und man sieht sie als kleine, dem unbewaffneten Auge als milchweisse Pünktchen erscheinende Körper im Wasser frei umherschwimmen, bald in gerader Linie, bald im Bogen, bald mit wirbelnden Bewegungen des Schwanzes an einer Stelle verweilen, oder man bemerkt sie am Boden des Gefässes hinkriechen, wobei der Körper sich abwechselnd zunächst verkürzt und verdickt, dann in die Länge streckt und verschmälert, wobei sie ziemlich rasch vorwärtskommen. Die Larve habe ich in einem kleinen Schwimmkörper, Ilybius fuliginosus F. (uliginosus L.), (Fig. 36) gefunden.

Vermuthlich nimmt der Käfer die Cercarien nicht mit der Nahrung auf, sondern letztere wandern selbstständig ein, wahrscheinlich aber nicht in den von einem starren Chitinpanzer umgebenen Käfer, sondern in dessen weichhäutige Larve. In der Leibeshöhle des Käfers finden sich kugelförmige, dickwandige Cysten von 0,34 mm Grösse, die Wandung ist 0,02 mm dick (Fig. 37). Die in ihnen enthaltene Larve ist in gestrecktem Zustande 0,66 mm lang und vorn 0,13 mm, hinten 0,098 mm breit. Die ganze Cuticula ist fein bedornt; der Mundsaugnapf ist 0,087 mm gross, mitunter 0,082 mm lang und 0,092 mm breit, der Bauchsaugnapf misst 0,058 mm; der Schlundkopf ist deutlich erkennbar, der Darm nicht; dicht gedrängte, stark lichtbrechende Kügelchen verdunkeln den Körperinhalt (Fig. 38). Die Kapsel ist sehr zäh und widerstandsfähig.

Die Frösche verschlingen diese und andere Käfer, die ihnen bei den verhältnissmässig langsamen Bewegungen der letzteren leicht zur Beute werden, ganz, in Magen und Darm aber werden die den Chitinpanzer verbindenden Theile aufgelöst, so dass in den Excrementen die einzelnen Bruchstücke der Käfer wiedererscheinen. Dabei werden die genannten Cysten im Magen des Frosches aufgelöst, die Larve wird frei und wandert nun durch Oesophagus, Schlund, Luftröhre und Bronchien in die Lungen, wie man diesen seltsamen Trieb, sich nur in einem bestimmten Körpertheil, als der Gallenblase, der Bursa Fabricii, der Harnblase ihres Wohnthieres ansässig zu machen, auch bei anderen Trematoden kennt. Die kleinsten Exemplare, welche ich in der Froschlunge wiederfand, waren 0,63 mm lang und 0,35 mm breit (Fig. 39); der Mundsaugnapf misst 0,12 mm, der Bauchsaugnapf 0,1 mm; der ganze Körper ist bedornt; nunmehr sind ausser dem Schlundkopf auch die bis hinten reichenden Darmschenkel sichtbar geworden, ausserdem ein hinter dem Bauchsaugnapf sich gabelndes Excretionsgefäss. Die die Cystenmasse absondernden Drüsen mit ihren Ausführungsgängen, wie sie bei den Cercarien gefunden wurden, sind noch sichtbar. Exemplare von 1,1 mm Länge und 0,57 mm Breite, mit einem Mundsaugnapf von 0,19 mm und einem Bauchsaugnapf von 0,17—0,14 mm Grösse zeigen auch nur die eben angeführten Organe.

Bei 1,6 mm langen Thieren erscheinen als erste Geschlechtsorgane die beiden Hoden, demnächst bemerkt man den Keimstock;

das Nervensystem, die Speicheldrüsen, die subcuticulare Zellschicht, die Dotterstöcke und die Schalendrüse sind noch nicht sichtbar; als enge, dickwandige Röhren zeigen sich der auf- und absteigende Ast des Uterus oder Oviduct an der Bauchseite, mächtig aber sind die Darmschenkel entwickelt (Fig. 26); einstweilen ist der Darm das wichtigste Organ, da das Thier zunächst wachsen muss. Derselbe hat noch kein einheitliches Lumen, sondern ist erfüllt von einem myxomatösen Gewebe, einem lockeren Maschengerüst, das rundliche Vacuolen einschliesst, die von einer farblosen, schleimigen Flüssigkeit erfüllt sind. Beim weiteren Wachsthum werden die Vacuolen immer grösser und das Maschengerüst immer sparsamer, bis endlich durch eine Art Histolyse das Darmlumen hergestellt ist.

Beim weiteren Wachsthum, das, wie bereits bemerkt, sehr langsam fortzuschreiten scheint und zwar ungefähr gleichen Schritt hält mit dem der von ihnen bewohnten Frösche, zeigen die Distomen nach und nach auch die noch fehlenden übrigen Organe, bis bei einer Grösse von 3 bis 4 mm die Geschlechtsthätigkeit beginnt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII u. VIII.

Das Nervensystem ist roth, das Excretionssystem blau eingetragen. ms Mundsaugnapf, bs Baugsaugnapf, sk Schlundkopf, sp Speicheldrüsen, gg Ganglien, cm Commissur, rn Rückenmark, bn Bauchnerv, dd Dotterdrüsen, ds Dottersack, sd Schalendrüse, h Hoden, dm Darm, u Uterus oder Oviduct, cr Cirrus, cb Cirrusbeutel, gf Gefäss des Excretionssystems, ep Epithel, lm Längsmuskeln, rm Ringmuskeln, rdm Radiärmuskeln, cd Drüsen zur Absonderung der die Larve einschliessenden Cyste, km Keimstock, v Vagina, dvm Dorsoventralmuskeln, bm Basilarmembran, m Muskeln, k Kerne.

Fig. 1. Distomum cylindraceum von der Bauchseite.
Fig. 2. Dorsoventralschnitt durch den Kopftheil.
Fig. 3. Zusammenhang der weiblichen Geschlechtsorgane, eb Eibildungsraum, lc Laurer'scher Canal, dg Dottergang.
Fig. 4. Die Geschlechtsöffnungen, a männliche, b weibliche.
Fig. 5. Querschnitt zwischen Schlundkopf und Cirrusbeutel.

Fig. 6. Querschnitt dicht hinter der Schalendrüse.
Fig. 7. Querschnitt von 2 Exemplaren in gegenseitiger Begattung.
Fig. 8. Längsschnitt durch die äusseren Schichten; a Cuticula, b Epidermis, c Basilarmembran, d Ringmuskeln, e Längsmuskeln, f Subcuticularschicht, g Parenchym.
Fig. 9. Cirrus, Cirrusbeutel und Vagina.
Fig. 10. Querschnitt durch Cirrus und Cirrusbeutel mit Zellenlager im Innern.
Fig. 11. Querschnitt durch die Vagina.
Fig. 12. Querschnitt durch einen Darmschenkel.
Fig. 13. Querschnitt durch den unpaaren Darm.
Fig. 14. Querschnitt durch das Excretionsgefäss; Hauptstamm.
Fig. 15. Querschnitt durch die Endblase des Excretionsgefässes.
Fig. 16. Querschnitt durch den Laurer'schen Canal.
Fig. 17. Drüsenzelle.
Fig. 18. Hodenzelle mit austretenden Samenfäden.
Fig. 19—24 einzelne Zellen
19. der Schalendrüse,
20. Epithelzellen des Darms im Flächenschnitt,
21. Dotterzellen,
22. Keimzellen,
23. Ganglienzellen,
24. Speicheldrüsen,
24 a. Muskelzellen.
Fig. 25. Flächenbild des Uterus oder Oviduct.
Fig. 26. Querschnitt durch ein ganz junges, 1,6 mm langes Thier.
Fig. 27. Samenfaden.
Fig. 28. Keimzelle von einem Samenfaden umschlungen.
Fig. 29. a—h Eier in ihrer Entwicklung, kz Keimzelle, dz Dotterzelle, ks Kern des Samenkörperchens, h leere Eischale, i freier Embryo.
Fig. 30. Limnaea ovata, erster Zwischenwirth.
Fig. 31. Erste Form der Sporocyste, 0,086 mm gross.
Fig. 32. Sporocyste mit Keimballen, 1 mm gross.
Fig. 33. Sporocyste mit Cercarien, 2,35 mm gross.
Fig. 34. Cercarie.
Fig. 35. Stachel derselben.
Fig. 36. Ilybius fuliginosus, zweiter Zwischenwirth.
Fig. 37. Cyste mit der Distomum-Larve aus derselben.
Fig. 38. Distomum aus einer solchen Cyste, gestreckt.
Fig. 39. Jüngste Form des Distomum aus der Froschlunge, contrahirt, 0,63 mm lang.

(Aus dem anatomischen Institut in Bonn.)

Beitrag zur Kenntniss der Harder'schen Drüse.

Von

Dr. Albert Peters, Augenarzt in Bonn.

Hierzu Tafel IX.

Einer Aufforderung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Nussbaum, entsprechend, beschäftigte ich mich im Laufe des vergangenen Jahres eingehender mit der vergleichenden Anatomie der Orbitaldrüsen und suchte besonders Aufschluss zu gewinnen über das Vorhandensein und die Structur der Harder'schen Drüse. Ursprünglich dehnte ich meine Untersuchung auch auf die Krause'schen Drüsen, sowie auf die am oberen Rande des Tarsalknorpels liegenden acino-tubulösen Drüsen aus. Da jedoch die vergleichend anatomischen Untersuchungen über die Harder'sche Drüse und ihr Verhältniss zur Thränendrüse ein für sich abgeschlossenes Resultat ergeben, so beschränke ich mich im Nachfolgenden mehr auf die letztgenannten Punkte.

Die Literatur über die Harder'sche Drüse ist durchaus nicht reichhaltig. Eine Zusammenstellung derselben findet sich in der 1877 in Strassburg erschienenen Dissertation von Wendt „Ueber die Harder'sche Drüse der Säugethiere". Da dieselbe nicht leicht zugänglich ist, so erlaube ich mir, hier noch einmal eine kurze Uebersicht zu geben.

Im Jahre 1694 entdeckte Harder[1]) die seither nach ihm benannte Drüse in der Augenhöhle der Hirsche und Rehe und gibt an, dass die genannte Drüse von der Thränendrüse verschieden ist und einen besonderen Ausführungsgang an der Basis

1) Glandula nova lachrymalis etc. in cervis detecta etc. Acta Eruditorum. Lipsiae 1694.

der Nickhaut besitzt. Zwei Jahre später bestätigte Nebel[1]) diese Entdeckung und findet die Drüse beim Hasen, Kaninchen, Schwein und Eichhörnchen.

Angely[2]) erwähnt zuerst die Zweitheilung der Harder'schen Drüse beim Kaninchen, indem er an der Drüse eine weisse und rothe Partie unterscheidet, eine Angabe, die sich auch bei Schreger[3]) und bei Cuvier[4]) findet. De Blainville[5]) beschreibt u. A. die Harder'sche Drüse des Elephanten. Erwähnt wird die Drüse ferner von Joh. Müller[6]) und schliesslich von Trapp[7]). Spätere Arbeiten bringen nur wenig Neues über die Anatomie dieses Organes und auch die vergleichende Anatomie gab keine weitere Auskunft, indem die Lehrbücher sich damit begnügen, das Vorkommen der Drüse zu erwähnen, wobei dieselbe überall als 2. Gl. lacrymalis bezeichnet wird. Gegen diese Auffassung wandte sich zuerst Leydig[8]) in seiner Arbeit „Ueber die Kopfdrüsen der einheimischen Ophidier" und erklärt die bei den Schlangen vorhandene Drüse für ein Homologon der bei Vögeln und Säugethieren vorkommenden Nickhautdrüse („Harder'schen Drüse").

Die ersten genaueren Daten über die feinere Structur finden wir in der oben schon erwähnten Arbeit von Wendt. Zunächst beschäftigt er sich eingehender mit der Harder'schen Drüse des Kaninchens und bringt genaue Angaben über den Bau, die Grösse, Lage und Entwicklung des genannten Organes. Zum ersten Male finden wir hier eine genauere Beschreibung der feineren histologischen Unterschiede zwischen der röthlichen und weisslichen Partie der Harder'schen Drüse des Kaninchens. Abgesehen von dieser Zweitheilung fand Wendt diese Structur der

1) De Glandula lachrymali Harderiana non tantum in cervis sed etiam aliis diversi generis animalibus reperta. Dec. ann. tert. Ephemerid. Germanic. 1695/96.

2) Angely, de Oculo organisque lacrymalibus. Erlangen 1803.

3) Schreger, Versuch einer vergleich. Anatomie der Thränenorgane. Leipzig 1810.

4) Cuvier, Leçons d'anatomie comparée. Paris 1847.

5) De Blainville, de l'organisation des animaux. Paris 1822.

6) J. Müller, de glandularum secernentium structura penitiori. Lipsiae 1830.

7) Symbolae ad anatom. et physiol. organorum bulbum adjuvantium et praecipue membranae nictitantis. Diss. inaug. H. Trapp. Turici 1836.

8) Ueber die Kopfdrüsen der einheimischen Ophidier. Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. IX.

Harder'schen Drüse ebenfalls bei verschiedenen Nagethieren, ferner beim Igel, während bei einer Reihe anderer Thiere die an der Nickhaut befindliche Drüse den Bau der lacrymalis besitzen soll.

Weitere Arbeiten über die Structur der Harder'schen Drüse sind mir nicht bekannt geworden und so gehe ich dazu über, die Resultate meiner Untersuchungen kurz mitzutheilen.

Die Nickhautdrüse liegt bei den meisten Thieren dem Ansatze des 3. Lides entsprechend ziemlich median und erstreckt sich vom inneren Lidwinkel bis tief in die Orbita hinein, deren nasalem Theile sie entweder fast direct oder in Fettgewebe eingehüllt aufliegt. Die Infraorbitaldrüse, die bei einer Reihe von Thieren sich bis fast an den unteren Rand der Nickhautdrüse erstreckt, ist von derselben stets durch die Fascia orbitalis getrennt und mündet, wie bekannt, auch nicht im Bereiche der Orbita.

Die Untersuchung erstreckte sich auf Repräsentanten der verschiedenen Thierklassen und zwar benutzte ich frisch gehärtetes oder in Spiritus aufbewahrtes Material.

Bei den meisten Thieren gelingt es, die Drüse durch Zug an der Nickhaut frei heraus zu präpariren; bei anderen, besonders bei dem in Spiritus aufbewahrten Material musste öfters der Bulbus mit entfernt werden.

Die feinere Struktur wurde an Mikrotomschnitten untersucht, die horizontal durch die Nickhaut und die daran befindliche Drüse gelegt wurden. Zur Färbung wurde meist Saffranin oder Alauncarmin benutzt. Sollte nur der Unterschied zwischen Harder'scher und Thränendrüse constatirt werden, so genügten ungefärbte Schnitte durch Drüsen, die in Spiritus aufbewahrt waren.

Zunächst mögen einige Notizen über die Harder'sche Drüse einiger Reptilien und Vögel Platz finden.

Beim Chamaeleon (Cham. vulgaris) wird die Drüse umgeben von einer bindegewebigen Hülle, die durch ihr Eindringen in die Tiefe grössere und kleinere Läppchen abgrenzt; die einzelnen Acini der Läppchen sind nur durch spärliches Bindegewebe getrennt, so dass sie dicht aneinander gelagert erscheinen, ohne dass ihre rundliche Form dabei verloren geht. Die Grösse der Acini wechselt sehr. Die Acini stellen hohle, sackähnliche Gebilde dar, die aus einer Hülle und einer einschichtigen Epithellage bestehen. Die Epithelien sind cubisch mit ziemlich median gelegenem Kerne. Ein Schnitt durch die äusserste Peripherie des Acinus lässt die zierliche, mosaikartige Auskleidung des Säckchens erkennen. Der

wechselnden Grösse der Acini entsprechend finden wir auf Querschnitten engere und weitere Lumina, niemals jedoch so enge wie bei der später zu schildernden Form der Thränendrüse. Demgemäss erscheint schon bei schwacher Vergrösserung der Schnitt stark zerklüftet, indem die Lumina mit blossem Auge erkennbar sind (s. Fig. 1.).

Diese oben beschriebene Form ist der Harder'schen Drüse eigenthümlich; sie begegnet uns mit geringen Abweichungen bei den meisten Thieren wieder. Da nun, wie wir später sehen werden, an der Nickhaut bei einigen Thieren Drüsen von dem Typus der Thränendrüse gefunden werden, beide Arten sogar vereinigt vorkommen, so möchte ich in Folgendem unter Harder-scher Drüse ausschliesslich den soeben geschilderten Drüsentypus verstanden wissen, also weite Lumina mit mehr cubischen Epithelien.

Bei Testudo graeca findet sich wiederum eine Harder'sche Drüse, deren Bau von der des Chamaeleons jedoch in einigen Punkten abweicht. Der lappige Bau verschwindet zum Theil durch secundäre Einstülpungen von Drüsenschläuchen, deren Epithelien mehr cylindrisch werden und stellenweise, besonders an den Umbiegungsstellen der Schläuche, eine spindelförmige Gestalt annehmen können. Auch hier wechselt die Grösse der Lumina sehr. Es mag noch bemerkt werden, dass bei der Schildkröte auf dem Querschnitt durch Drüse und Nickhaut ein kleiner Knorpelstreifen sichtbar ist, der beim Chamaeleon vermisst wird.

Vergleicht man mit dem Bau dieser Drüse den der Thränendrüse bei den genannten Thieren, so findet man einen fundamentalen Unterschied. Ich bemerke hier, dass bei den meisten Thieren neben der Harder'schen Drüse die Thränendrüse untersucht wurde und stets denselben Typus zeigte, den ich hier kurz anführen will. Auf dem Drüsen-Durchschnitt erscheinen stets nahezu gleich grosse gewundene Schläuche, durch spärliches Bindegewebe getrennt. Der Membrana propria sitzen die pyramidenförmigen Zellen derart auf, dass überall nur ein feines, centrales Lumen vorhanden ist. Der Kern ist excentrisch an der Basis gelegen. Da diese Structur bei allen Thieren, sei es in der eigentlichen Thränendrüse, sei es in bestimmten Gegenden der Nickhaut, wiedergefunden wurde, so möchte ich im Folgenden unter der typischen Thränendrüsenstructur immer die soeben geschilderte verstanden wissen, im Gegensatz zu der der Harder'schen Drüse.

Von diesen Thränendrüsenelementen konnte beim Chamaeleon

sowohl als bei der Schildkröte im Bereiche der Nickhaut Nichts nachgewiesen werden.

Die Thränendrüse der Riesenschildkröte (Chelon. midas), deren Harder'sche Drüse mit der von Testudo graeca ziemlich übereinstimmt, zeigt in Structur, Grösse und Lage einige Abweichungen, die für die Erklärung der Beziehungen zwischen Harder'scher und Thränendrüse nicht unwichtig sind, wesshalb hier kurz darauf hingewiesen sein mag.

Die einzelnen Drüsenschläuche der Thränendrüse erscheinen viel gerader, als bei anderen Thieren, so dass man neben den gewöhnlichen Querschnitten derselben öfters parallele Schläuche auf lange Strecken hin verfolgen kann. Die Schläuche selbst erscheinen dünner, das zwischenliegende Bindegewebe stärker entwickelt, als bei den übrigen Thieren. Die Drüse selbst erreicht eine colossale Grösse. Sie füllt den ganzen obern Theil der Orbita aus, umgreift den Bulbus von der temporalen Seite und von hinten und geht am Margo supraorbitalis entlang bis zur Nickhaut, so dass sie die daran befindliche Harder'sche Drüse fast berührt, während bei allen übrigen Thieren die Thränendrüse bedeutend kleiner ist. Diese so ungewöhnlich grosse Drüse besitzt nur einen grossen, allen Schläuchen gemeinsamen Ausführungsgang auf der Innenfläche der temporalen Hälfte des oberen Lides.

Bei einigen Vogelarten untersuchte ich ebenfalls Querschnitte durch Harder'sche Drüse und Nickhaut. Elemente von Thränendrüsenstructur konnten im Bereiche der Nickhaut nicht nachgewiesen werden; ebenso fehlte der Knorpelstreifen. Die Harder'sche Drüse erscheint bei allen — ich untersuchte Exemplare von Gans, Ente, Huhn, Buchfink — in ihrer typischen Structur. Von der Wand der Acini springen öfters zottenartige Erhebungen vor, die in das Hauptlumen hineinragen und dasselbe vielbuchtig erscheinen lassen (s. Fig. 2).

Die im Bereiche der Nickhaut befindlichen Drüsen zeigen also bei allen untersuchten Reptilien und Vögeln stets den Bau der echten Harder'schen Drüse, Thränendrüsenelemente wurden dagegen nicht aufgefunden.

Anders gestalten sich die Verhältnisse beim Kaninchen. Die mächtig entwickelte Harder'sche Drüse zeigt makroskopisch und mikroskopisch stets das von Wendt zuerst eingehend beschriebene Verhalten. Es lässt sich im oberen Abschnitt der lappigen Drüse ein weisslicher Theil von dem mehr rosafarbenen unteren unterscheiden. Die beiden Theile sind ziemlich scharf von einander

abgegrenzt; jedoch kann man bei Lupenvergrösserung in der röthlichen Partie auf der Oberfläche öfters eingesprenkelte weisse Punkte erkennen [1]).

Da die feinere Structur dieser beiden zu einem grösseren Drüsencomplex vereinigten Theile von Wendt bereits eingehend und zutreffend beschrieben worden ist, so kann ich von einer Wiederholung wohl Abstand nehmen.

Die Harder'sche Drüse liegt ziemlich frei, d. h. ohne Einbettung in Fettgewebe am inneren Rande der Orbita und folgt beim Präpariren zum grössten Theile schon einem an der Nickhaut ausgeübten Zuge. Die eigentliche Nickhaut setzt erst da ein, wo die Drüse aufhört, d. h. eine deutliche bindegewebige Abgrenzung bezeichnet den Ansatz der Nickhaut. Betrachten wir nun einen Horizontalschnitt durch Harder'sche Drüse und Nickhaut, so finden sich folgende Verhältnisse (s. Fig. 3).

Unmittelbar anschliessend an die bindegewebige Kapsel der Harder'schen Drüse, dieselbe noch eine Strecke weit bedeckend, findet sich ein schmaler Knorpelstreifen, der sich bis fast zur äussersten Spitze der schmalen Nickhaut erstreckt. Diesem Knorpelsreifen liegt unmittelbar eine drüsige Masse auf, und zwar der vom Bulbus abgewendeten Seite. Die Drüsen stellen einen schmalen Streifen dar, der von der bindegewebigen Kapsel der Harder'schen Drüse etwas entfernt, d. h. durch Fettgewebe getrennt, beginnend, bis in die vordersten Theile der Nickhaut hinzieht. Die gleichmässige Anordnung dieser Drüsen wird nur stellenweise durch einen stärkeren Bindegewebszug oder einen rundlichen Ausführungsgang unterbrochen. Der Hauptausführungsgang durchbohrt den Knorpelstreifen, so dass das Secret mit der Bulbusoberfläche in directe Berührung kommt.

Die mikroskopische Prüfung dieser Drüsen ergiebt eine

---

1) Diese Erscheinung legte den Gedanken nahe, es möchte sich hierbei nur um rein functionelle Verschiedenheiten handeln, die etwa durch Anhäufung oder Mangel des Secretes an diesen Stellen bedingt wären. Um diese Frage zu entscheiden, habe ich wiederholt einen Faden so durch die Nickhaut gelegt, dass beim Zusammenknoten die Ausführungsgänge fest zugeschnürt wurden. Es stellte sich heraus, dass die hierdurch verursachte geringe Secretverhaltung auch nicht die geringste Aenderung in dem oben genannten Befunde hervorbrachte, so dass man also annehmen muss, dass sich hier zwei anatomisch verschiedene Drüsen in unmittelbarer Nebeneinanderlagerung befinden.

vollkommene Uebereinstimmung mit der Thränendrüse, die ihrerseits wiederum genau dem oben geschilderten Typus der Thränendrüse überhaupt entspricht.

Wir haben also beim Kaninchen an der Nickhaut dreierlei Drüsen zu unterscheiden, und zwar die weissliche und die rosafarbene Partie der Harder'schen Drüse und die in der Nickhaut selbst gelegenen Drüsenelemente von Thränendrüsenstructur. Vereinzelte Drüsen dieser Art sind, wie ich noch bemerken will, schon früher in der Uebergangsfalte der Nickhaut beschrieben worden.

Bei der Ratte wurden die Drüsen vom Bau der Thränendrüse im Bereiche der Nickhaut nicht aufgefunden; die Harder'sche Drüse zeigt hier sehr enge Lumina, jedoch keine Aehnlichkeit mit der Thränendrüse.

Ganz analoge Verhältnisse wie beim Kaninchen konnte ich an der Nickhaut des Ochsen constatiren. Die an der Nickhaut befindliche und mit dieser innig verwachsene Drüse ist beim ausgewachsenen Thier 8 cm lang und enthält im Inneren den dichten Knorpelstreifen, der sich über die Hälfte der Drüse hin nach hinten erstreckt und vorne in der eigentlichen Nickhaut sich gabelig theilt.

Auf der dem Bulbus zugewendeten Fläche der Nickhaut finden wir drei Ausführungsgänge, und zwar liegen zwei derselben symmetrisch unter einer halbmondförmigen Falte auf der Knorpelleiste, ca. 2 cm vom freien Rande der Nickhaut entfernt. Der dritte liegt ca. $^1/_2$ cm nach unten von denselben in der hier noch ziemlich dicken Nickhaut, ebenfalls unter einer Falte versteckt.

Zum Studium der feineren Structur entnahm ich den verschiedensten Theilen der Drüse kleinere Partikel, und fand nun meistens Drüsentheile, die vollkommen mit der Thränendrüse übereinstimmten, jedoch auch andere, die unverkennbar den Charakter der Harder'schen Drüse besassen. Da diese letzteren Drüsentheile öfters Secretmassen enthielten, die das Lumen nahezu ausfüllten, so entstand die Frage, ob wir es hier nicht mit einer mangelhaften Entleerung des Secretes und dadurch hervorgerufener Structurveränderung der Acini zu thun hatten. Es konnte ja die ursprüngliche Structur nur verwischt und die Zellen durch das Secret mehr abgeplattet sein. Eine solche Abbildung findet sich bei Wendt, der die Frage aufwirft, ob nicht eine colloide Degeneration vorläge. Wendt hat, wie wir sehen werden, wohl diesen Theil der Drüse vor sich gehabt, aber nicht richtig gedeutet.

Um genaue mikroskopische Bilder zu gewinnen, legte ich grössere Schnitte durch den ganzen hinteren knorpelfreien Theil der Drüse und war sehr erstaunt, hier unmittelbar zusammen, d. h. nur durch bindegewebige Septa getrennt, beide bisher geschilderten Drüsenarten vorzufinden (Fig. 5). Ich stellte zunächst fest, dass diese Stuctur beim Ochsen und Kalb in dem hinteren Theile der Nickhautdrüse constant gefunden wird und es gelang mir auch, den hinteren, der Harder'schen Drüse entsprechenden Theil frei heraus zu präpariren. Die Drüse endigt mit einer glatten, rundlichen Kuppe, die noch einen kleinen, etwas gekrümmten, schmalen Fortsatz trägt. Diese Kuppe erscheint glatter, dunkler, d. h. am frischen Präparat mehr röthlich gefärbt, als die übrigen Drüsenpartieen, deren Farbenton mehr ins Gelbliche geht. Diese ganze Gruppe konnte bis in die Tiefe von dem mehr lappigen, vorderen Theile abgegrenzt werden und es ist die hintere Drüse derartig in die andere eingebettet, dass die vorderen Partieen gewissermaassen einen Kelch bilden, dessen Ränder die hintere Drüse zum Theil umfassen. Es ergab sich ferner, dass diese hintere Drüse ihren eigenen Ausführungsgang besitzt und zwar den, wie oben erwähnt, nach unten von den beiden anderen gelegenen. Es gelang mit grosser Leichtigkeit, von diesem Ausführungsgang aus die hintere Drüse und ausschliesslich diese mit Berlinerblau zu injiciren. Somit erklärt es sich, dass man auf Querschnitten durch die hintere Partie der Drüse beide Drüsenarten unmittelbar neben einander vorfindet, indem die mittleren Partieen der Harder'schen Drüse, die randständigen der Thränendrüse angehören. Wir finden also hier, wie beim Kaninchen, beide Drüsenarten, nur sind dieselben hier geradezu in einander gelagert und deshalb schwer zu trennen.

Beim Schwein finden wir durchaus analoge Verhältnisse wie beim Ochsen, die Nickhaut enthält Drüsenmassen, die, reichlich entwickelt, den dicken Knorpelstreifen einschliessen. Ihre Structur ist die der Thränendrüse. Mit dieser durch zahlreiche bindegewebige Stränge verbunden, aber etwas davon entfernt, liegt in der Tiefe der Orbita eine grössere Drüsenmasse, deren Ausführungsgang, durch diese bindegewebigen Stränge verlaufend, die vordere Drüse durchsetzt, um im unteren Theile der Nickhaut zu endigen. Die Structur dieser Drüse entspricht wiederum, wenn auch nicht in so ausgeprägter Weise wie beim Ochsen, der Harder'schen.

Bei 3 Exemplaren von Affen (2 von Innus cynomolgus

und 1 von Cercopithecus fuliginosus), deren gesammter Lidapparat in lückenlose Serienschnitte zerlegt wurde, behufs Durchsuchung nach Krause'schen und acino-tubulösen Drüsen, wurde in Bezug auf die Nickhaut und ihren Drüsenapparat Folgendes ermittelt und zwar fanden sich die zu schildernden Verhältnisse constant bei allen 3 Exemplaren. Die Nickhaut ist nur wenig entwickelt und als kleiner schmaler Fortsatz auf den horizontalen Durchschnitten sichtbar. An den etwas verbreiterten Ansatz der Nickhaut schliesst sich unmittelbar ein Conglomerat von Drüsenzellen an, die überall genaue Uebereinstimmung mit der Thränendrüse zeigen. Diese drüsigen Massen sind grösstentheils nach unten von der horizontalen Halbirungslinie der Nickhaut gelegen, weshalb auf den mittleren Schnitten nur kleine Drüsenpartieen erscheinen. Der Richtung der Nickhaut entsprechend, d. h. ungefähr ihre Verlängerung darstellend, ist auf allen Schnitten dieser Gegend ein kleiner, schmaler, nach beiden Seiten abgerundeter Knorpelstreifen sichtbar, der den Durchschnitt einer kleinen, ca. $1^1/_2$ mm langen Knorpelplatte darstellt. Diese ist an einem dünnen, schmalen Muskelbündel befestigt, das auf Horizontalschnitten als feiner Strang verlaufend, nach rückwärts von dem Knorpelstreifen zur Tiefe der Orbita hinzieht. Die Drüse ist schon makroskopisch auf den Schnitten zu erkennen und erreicht stellenweise die Grösse eines Stecknadelkopfes. Die Mündung in einem oder mehreren feinen Ausführungsgängen liegt an der Basis der Nickhaut und zwar an der dem Bulbus zugewendeten Seite.

Wir haben somit auch hier eine Drüse gefunden, die durch ihre Beziehungen und Lage zur Nickhaut, dem Knorpelstreifen und der Orbita wohl als Nickhautdrüse betrachtet werden muss. Ohne Zweifel hat Pröbsting[1]), der beim Affen in der Gegend des inneren Lidwinkels „versprengte Thränendrüsenelemente" constatirte, dieselben Gebilde vor sich gehabt; an der Hand der gewonnenen Resultate möchte ich von dieser Bezeichnung absehen und die hier vorkommenden Drüsen von Thränendrüsenstructur als Reste der Nickhautdrüse auffassen.

Es mag hier noch kurz erwähnt werden, dass vereinzelte Krause'sche Drüsen von gleicher Structur in der Gegend der oberen Uebergangsfalte gesehen wurden, sogen. acino-tubulöse Drüsen, wie sie im oberen Tarsaltheile beim Menschen vorkommen, dagegen vermisst wurden.

1) Diss. inaug. Erlangen 1885.

Die vorstehenden Untersuchungen ergeben zum ersten Male Aufschluss über das Vorkommen der echten Harder'schen Drüse bei den Säugethieren und deren Verhältniss zur Thränendrüse. Im Gegensatz zu Wendt, der annimmt, dass bei den Nagethieren u. A. die Nickhautdrüse der Harder'schen, beim Ochsen, Schweine etc. der Thränendrüse entspricht, konnte ich nachweisen, dass bei einigen Thieren beide Formen gleichzeitig vorkommen, ein Umstand, der für die vergleichende Anatomie der Nickhautdrüse von Wichtigkeit ist.

Kurz zusammengefasst ergiebt sich also Folgendes: Während bei Reptilien und Vögeln die Nickhautdrüse eine echte Harder'sche Drüse darstellt und Thränendrüsenelemente fehlen, sehen wir, dass bei einigen Säugethieren dieselben als neuer Factor hinzutreten. Beim Kaninchen besitzt die Harder'sche Drüse, in reinster Form, eine grosse Ausdehnung, die den Knorpelstreifen begleitenden Thränendrüsenelemente treten dagegen zurück. Beim Ochsen finden wir eine mächtige Drüse von Thränendrüsenstructur zu beiden Seiten des Knorpelstreifens, dem Lidwinkel zunächst gelegen und in der Tiefe, mit ihr innig verbunden, die bei weitem kleinere Harder'sche Drüse. Analog sind die Verhältnisse beim Schwein, mit dem Unterschiede, dass beide Drüsen räumlich getrennt erscheinen.

Beim Affen fehlt demnach, wie die Lehrbücher richtig bemerken, die Harder'sche Drüse. Eine Nickhautdrüse ist dagegen unzweifelhaft, wenn auch nur rudimentär entwickelt, vorhanden, und zwar besitzt dieselbe die Structur der Thränendrüse.

Die von Sappey aufgeworfene Frage, ob dem Menschen ein Analogon der Harder'schen Drüse zukomme, muss nach dem Gesagten wohl in verneinendem Sinne beantwortet werden. Beim Ochsen hat die Drüse schon sehr an Grösse abgenommen, beim Affen fehlt dieselbe vollständig.

Da bei diesem jedoch Thränendrüsenelemente im Bereiche der Nickhaut zu finden sind, so dürfte man als Reste einer Nickhautdrüse beim Menschen höchstens Drüsen von dem Typus der Thränendrüse erwarten. Es stand mir nicht das genügende Material zu Gebote, um der Frage nach dem Vorkommen thränendrüsenartiger Gebilde in der Carunkel des Menschen näher zu treten. Einzelne Durchschnitte durch die Carunkel ergaben kein sicheres Resultat. Wird jedoch die Frage, wie es nach den Arbeiten von Krause u. A. den Anschein hat, in positivem Sinne entschieden,

so werden wir diese im Bereiche der menschlichen Carunkel vorkommenden Thränendrüsenelemente wohl als Reste der Nickhautdrüse auffassen müssen. Vielleicht gelingt bei anderen Menschenracen das Auffinden dieser Drüsen leichter, da es Eversbusch[1]) und Romiti[2]) gelang, bei farbigen Menschen unzweifelhaft Reste der sonst bei Thieren in der Nickhaut vorkommenden Knorpelplatte in der Plica semilunaris nachzuweisen.

Der Befund bei der Riesenschildkröte, wo Thränen- und Harder'sche Drüse als compakte Massen bis zur Berührung genähert sind, macht es wahrscheinlich, dass bei allen Thieren höherer Organisation die Thränendrüse eine Wanderung von der temporalen Seite nasalwärts vorgenommen habe, da bei den höheren Thieren nicht allein isolirte Schläuche der Thränendrüse vorwiegend im nasalen Theil der Tarsalconjunctiva des oberen Lides (als Krause'sche Drüsen) sich finden, sondern auch bei vielen Säugethieren ausserdem an der inneren Orbitalwand Harder'sche und Thränendrüse derartig mit einander verquickt sind, dass man bis jetzt das Vorkommen der beiden specifischen und durchaus verschiedenen Drüsenformen in der gemeinhin Harder'sche Drüse genannten Drüse der Säugethiere gar nicht erkannt hat.

Aus den geschilderten Verhältnissen geht ferner hervor, dass es nicht mehr angängig erscheint, Nickhautdrüse und Harder'sche Drüse als identisch zu betrachten, da die Nickhautdrüse der Thiere dreierlei Formen zeigt; sie kann nach dem Typus der Harder'schen oder nach dem der Thränendrüse gebaut sein, oder aber beide Arten zusammen in sich enthalten.

Nachschrift.

Während des Druckes vorstehender Arbeit fand ich in Michels Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte der Augenheilkunde für das Jahr 1888 ein Referat über eine Arbeit von Giacomini[3]). Derselbe weist in der Plica semilunaris eines Buschmannes thatsächlich Thränendrüsenelemente nach. Nach dem oben Gesagten sind dieselben als Reste der Nickhautdrüse, nicht aber als rudimentäre Harder'sche Drüse zu deuten.

---

1) Sitzungsber. d. ophthalm. Gesellschaft zu Heidelberg 1883.
2) Referat im Anatom. Anzeiger 1886, S. 70.
3) Arch. italiennes de biologie Bd. IX, p. 119.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IX.

Fig. 1. (Lupenvergrösserung). Horizontalschnitt durch Nickhaut und Drüse vom Chamaeleon. a) Nickhaut; b) Conjunctiva; c) Ausführungsgang; d) Nickhautdrüse.

Fig. 2. (Zeiss a, Oc. II). Schnitt aus der Nickhautdrüse vom Buchfink.

Fig. 3. (Lupenvergrösserung). Horizontalschnitt durch Nickhaut und Drüse vom Kaninchen. a) Thränendrüsenelemente; b) Knorpelstreifen; c—c' Schnitt durch die weissliche und röthliche Partie der sog. Harder'schen Drüse; d) Spitze der Nickhaut.

Fig. 4. (Zeiss a, Oc. II). Schnitt aus der Harder'schen Drüse des Kaninchens.

Fig. 5. Schnitt durch die hintere Partie der Nickhautdrüse des Ochsen (Zeiss F, Oc. II). a) Drüsentheile vom Bau der Thränendrüse b) Drüsentheile vom Bau der Harder'schen Drüse.

Fig. 6. (Zeiss F, Oc. II). Ausführungsgang und Acinus aus der Harder'schen Drüse vom Ochsen (vergl. Fig. 5, b).

Fig. 7. (Zeiss F, Oc. II). Schnitt durch die Thränendrüse vom Ochsen.

Fig. 8. (Lupenvergrösserung). Horizontalschnitt durch die Gegend des inneren Lidwinkels von Cercopithecus fuliginosus. a) Nickhaut; b) Reste der Nickhautdrüse; c) Ausführungsgang; d) Reste des Knorpelstreifens.

Ueber die Lymphbahnen der Säugethierleber.

Von

Dr. J. Disse,

Prosector u. Privatdocent in Göttingen.

Hierzu Tafel X.

Im Jahre 1880 machte ich in Tokio, gemeinschaftlich mit meinem damaligen Collegen Dr. E. Tiegel, die Beobachtung, dass die Leber von Schlangen (Elaphis- u. Tropidonotusarten), denen mit Kochsalzlösung verriebene Tusche unter die Haut des Bauches eingespritzt wurde, nach einigen Stunden grauschwarz

erschien. Die Färbung betraf das ganze Organ gleichmässig; sie rührte von einer Durchsetzung mit Tuschekörnchen her, die um die Capillaren der Leber herum angeordnet waren und Räume ausfüllten, die zwischen Capillarwänden und Leberzellen sich befanden. Die injicirte Tusche gelangte zunächst in einen subcutanen grossen Lymphraum, trat aus diesem durch viele feine Oeffnungen in die Bauchhöhle und gelangte von dieser aus in Leber, Lunge, Nieren, sowie bei männlichen Thieren in den Penis hinein; überall lag die Tusche in perivasculären Räumen, niemals wurden freie Tuschekörner innerhalb der Blutgefässe gefunden. Dagegen waren weisse Blutkörperchen des öfteren mit Tuschekörnchen angefüllt.

Auch bei Eidechsen machte ich die gleiche Beobachtung; besonders gut füllt sich bei ihnen die Leber, wenn man Tusche in den subcutanen Lymphraum des Bauches einbringt, und die perivasculären Räume um die Capillaren der Leber herum zeigen eine dichte Injection mit Tusche.

Aus den angestellten Versuchen darf man folgern, dass bei lebenden Reptilien ein Lymphstrom von den grossen subcutanen Räumen in die Bauchhöhle und von dieser aus in verschiedene Eingeweide hinein sich bewegt, wenigstens bei starker Füllung des subcutanen Raumes; und dass dieser Strom innerhalb der Eingeweide in röhrenförmigen Scheiden läuft, welche die Capillaren umgeben. Chemisch indifferente, unlösliche, hinreichend fein vertheilte Stoffe, die im Lymphstrom schwimmen, können das Epithel der Serosa anstandslos durchsetzen, werden aber in den perivasculären Scheiden der Eingeweide zurückgehalten und füllen dieselben vollständig aus.

Es lag nahe zu untersuchen, ob ein ähnliches System perivasculärer Räume sich in der Leber der Säugethiere findet. Dass die Lebercapillaren in Scheiden stecken und demgemäss die Leberzellen nicht direct berühren: dass in diese Scheiden das Transsudat aus den Lebercapillaren gelange, und dass die Leberzellen aus dem Inhalt der Capillarscheide, nicht aus dem Blut direct, die nöthigen Nährstoffe entnehmen müssten, war verschiedentlich behauptet, aber ebenso oft wieder bestritten worden. Trotz der grossen Bedeutung, die die Beantwortung der Frage nach der Existenz einer selbständigen Scheide der Lebercapillaren für die Physiologie dieses Organs hat, ist es bis jetzt nicht gelungen, die Antwort so zu geben, dass die Frage allseitig für gelöst erachtet

wird. Eine Uebersicht der vorliegenden Literatur wird dies erläutern.

Die Existenz eines die Blutcapillaren einhüllenden Systems von röhrenförmigen Scheiden in der Leber ist für Säugethiere zuerst behauptet worden von Mac Gillavry (1). Es gelang ihm, entweder von grösseren Lymphgefässen der Leberpforte aus, oder durch Einstich, oder endlich durch lange fortgesetzte Injection der Gallenwege unter hohem Druck Räume zu füllen, die innerhalb der Leberläppchen die Blutcapillaren scheidenartig umhüllen und bis zur Centralvene sich erstrecken. Mac Gillavry rechnet diese Räume zum Lymphgefässsystem, und giebt an, dass jede Blutcapillare von einem capillaren Lymphgefäss umschlossen sei, dass aber isolirte Lymphcapillaren, ohne ein eingeschlossenes capillares Blutgefäss, in den Leberläppchen nicht vorkommen. Die Wand der perivasculären Lymphcapillaren wird gebildet: 1) von einem Geflecht bindegewebiger Fasern; 2) von Leberzellen; 3) von der Wand benachbarter Gallencapillaren. Es sollen sich also alle anliegenden Gewebselemente an der Bildung der Wand dieser „Lymphcapillaren" betheiligen, eine selbständige Wandung derselben aber besteht nicht.

Irminger und Frey (2) schlossen sich dieser Darstellung von Mac Gillavry an; ebenso Kölliker (9, Seite 445), wenn auch mit einiger Reserve.

Allerdings schildern Frey und Irminger die äussere Wand der pericapillären Lymphscheiden anders, als Mac Gillavry; sie betrachten als solche „das zur Membrana propria umgestaltete Gewebe, welches das Balkennetz der Leberzellen umgiebt und einschliesst". Die Lymphscheide würde sich also reduciren auf einen Spalt zwischen der Wand der Blutcapillaren einerseits, der Wand der Leberzellenbalken andererseits.

E. Wagner (13) hatte eine dünne Membran, die die Leberzellenbalken umhüllen sollte, beschrieben; es hatte sich aber herausgestellt, dass diese Membran keinesfalls die Leberzellen, nach Art eines Drüsenschlauches etwa, einschliesse, dass die Netze der Leberzellen vielmehr einer membranartigen Hülle durchaus entbehren. Damit verlor die Angabe von Irminger und Frey über die äussere Begrenzung der Lymphscheiden in den Leberläppchen ihren Halt.

Ein sehr competenter Beobachter, E. Hering, hat sich

auch, kurz nach den Mittheilungen von Frey gegen die Existenz präformirter pericapillärer Räume in den Leberläppchen ausgesprochen (6). Es gelang ihm nicht, in der Leber des Kaninchens perivasculäre Räume durch Injection darzustellen; die Räume, die Mac Gillavry in der Leber des Hundes gefüllt hatte, erklärt Hering für Kunstproducte, welche durch Leichenveränderungen, die in der Leber sehr rasch sich einstellen, hohen Injectionsdruck und durch nachfolgende Extravasation der injicirten Masse entstanden sind. In der That sind derartige Einwendungen bei dem Verfahren von Mac Gillavry ganz gerechtfertigt; Mac Gillavry hat die Füllung der Lymphbahnen vielfach an Lebern vorgenommen, die auf Stunden in verdünnten Alkohol eingelegt waren, „um die Klappen der Lymphgefässe zum Schrumpfen zu bringen". Es wurde also ein durch Alkohol verändertes Organ injicirt. Eine andere Reihe von Lymphgefässinjectionen ist von den Gallengängen aus gemacht worden, und von diesen aus kann eine Füllung von Lymphbahnen nur durch Extravasation erfolgen. Die lange Dauer der Injection bei dieser Art von Lymphgefässfüllung musste das Auftreten von Leichenveränderungen begünstigen. Nimmt man dazu, dass die Begrenzung der Räume, die auf die beschriebene Weise gefüllt werden, durchaus keine einheitliche ist, dass Leberzellen, Gallencapillaren, Bindegewebsnetze die Injectionsmasse begrenzen, so muss man gestehen, dass die grössere Wahrscheinlichkeit für ein Extravasat spricht, das in die Leberläppchen hinein gedrückt worden ist und Spalten gefüllt hat, die sich nach dem Tode durch Lösung des natürlichen Zusammenhanges gebildet haben.

Die gleichzeitig angestellten Untersuchungen von Eberth (4) erwähnen die Scheiden um die Capillaren herum nicht.

Spätere Untersucher, Kisselew (3), Asp (7), A. Budge (8) haben sich wieder für das Bestehen von Capillarscheiden in den Leberläppchen ausgesprochen, die die Anfänge der Lymphgefässe dieses Organs darstellen sollen. Untereinander aber stimmen sie nicht ganz überein; Kisselew behauptet, dass die pericapillären Scheiden von einem Endothel ausgekleidet wären, was Budge nicht bestätigen konnte.

Die Untersuchungen von Budge aber brachten einen Fortschritt unserer Kenntnisse in dem Nachweise, dass man von den Lymphgefässen aus, die in der Adventitia der grossen Leber-

venen verlaufen, die pericapillären Räume in den Leberläppchen gleichfalls füllen kann.

Seine Beschreibung derselben stimmt mit den Angaben von Mac Gillavry überein. „Es ergiebt sich ein geschlossenes System von Lymphgefässen für die Leber, das in engster Beziehung zu den venösen Blutgefässen steht. Im Läppchen sind einfache Lymphscheiden um die Blutcapillaren herum, die eine directe Berührung von Leberzellen und Blut hindern, so dass der Austausch zwischen beiden nur durch die Lymphe vermittelt werden kann. Wie die Blutcapillaren an der Grenze der Läppchen sich zu grösseren Stämmen vereinigen, so gehen auch die Lymphscheiden in Lymphgefässe über, die in den Venenwandungen gelegen sind, um sich von dort aus durch Vermittelung der interlobulären, resp. umspinnenden und der peritonealen nach oben in die des Zwerchfells, nach unten in die am Hilus gelegenen zu ergiessen.“

Wie Mac Gillavry, hat sich Budge mit dem Nachweis begnügt, dass sich perivasculäre Räume innerhalb der Leberläppchen injiciren lassen; aber den Nachweis, dass die so dargestellten Räume präformirte Gebilde sind, dass sie während des Lebens bestehen, dass sie eine eigene Wand besitzen, die sie von den Leberzellen abgrenzt, hat er nicht geliefert. Die Einwürfe, die gegen die Beweiskraft der Injectionen von Mac Gillavry erhoben waren, gelten auch gegenüber denen von Budge. Es genügt eben die Injection allein nicht, um das Bestehen eines selbständigen Kanalsystems zu erhärten; dazu gehört der Nachweis, dass die fraglichen Kanäle eine nachweisbare Wand haben, die sie abgrenzt und die sich auch ohne Füllung des Kanalsystems darstellen lässt.

Nur die eigene Wand unterscheidet ein regelmässig vorkommendes präexistirendes Gefäss von einer zufällig oder durch die Technik der Untersuchung gebildeten Spalte; ein Raum, der eigene Wände hat, besteht sicher während des Lebens.

Auch die Selbstinjection durch Stoffe, die im Blut in gelöster Form kreisen und nach dem Tode innerhalb der Organe ausgefällt werden können, ist nicht geeignet, die Frage zu entscheiden, ob ein Spaltensystem neben dem Netz der Blutgefässe während des Lebens besteht. Der Gewebssaft, also das aus den Capillaren ergossene Transsudat, bindet sich innerhalb der Organe

nicht an vorgebildete Bahnen allein, es durchtränkt Gewebselemente und Zwischensubstanz. Gelöste Stoffe gelangen überall hin, können also auch überall vorgefunden werden. Wenn dieselben in den Zwischenräumen der geformten Elemente liegend vorgefunden werden, so folgt daraus nur, dass sie im Moment der Ausfällung dort sich befanden; nicht aber, dass der betreffende Raum eine regelmässig begrenzte Strombahn vorstellt.

Auch unlösliche, fein vertheilte Partikel sind im Stande, dünne Gewebslagen, z. B. Epithelien seröser Häute, Capillarwände u. dgl., beim lebenden Thier zu durchsetzen, ohne dass man die Durchtrittsstellen später als Oeffnungen wahrnimmt; sie sind nicht auf das Innehalten bestimmter Gefässbahnen angewiesen. Man hat nicht das Recht, einen Spaltraum allein deshalb zum Gefässsystem zu rechnen, weil man in ihm unlösliche, in den Kreislauf eingeführte Partikel vorgefunden hat.

Wollen wir also die Frage entscheiden, ob diejenigen Räume um die Blutcapillaren der Leberläppchen, die sich von den Lymphgefässen der Leberpforte, sowie denen der Adventitia der Lebervenen aus füllen lassen, Kunstproducte sind, oder ob sie während des Lebens vorhanden sind und einen Bestandtheil des Lymphgefässsystems bilden, so müssen wir den Hauptwerth auf die Untersuchung ihrer Begränzung legen. Haben die perivasculären Räume der Leberläppchen eine eigene Wand, oder nicht? Das muss in erster Linie entschieden werden.

Ich habe die Untersuchung der Lymphbahnen hauptsächlich an der Leber der Katze und des Kalbes angestellt; gelegentlich wurde die Leber des Hundes berücksichtigt, auch war möglich, einiges an tadellos fixirter menschlicher Leber zu constatiren. Die Füllung der Lymphbahnen geschah durch Einstich in die Wand grosser Aeste der Vena hepatica; die Leber wurde unmittelbar nach dem Tode des Thieres herausgenommen, wobei sich das Blut zum grossen Theil entleert und sofort injicirt. Als Injectionsmasse diente lösliches Berliner Blau, gehärtet wurde in starkem Alcohol. Eine Leber wurde von der Lebervenenwand aus mit $^3/_4\,^0/_0$ iger Lösung von Argent. nitr. injicirt.

In einer Reihe von Versuchen liess ich der Injection der Lymphbahnen mit Berliner Blau eine Injection der Blutgefässe mit Carminleim von der Pfortader aus folgen. Dies geschah ohne jede Erwärmung des Organs; da die Füllung der Lymphbahnen

sehr wenig Zeit beansprucht, so bleibt die Leber warm genug, um eine Leiminjection zu ermöglichen.

Sticht man die Canüle einer Pravaz'schen Spritze flach in die Wand einer grossen Vene der ganz frischen Leber ein, so dass die Spitze in der dicken Adventitia der Vene sich befindet, und injicirt man unter geringem Druck, bei langsamem Vorschieben des Kolbens, lösliches Berliner Blau, so sieht man die Masse in die Lebersubstanz eintreten, und beobachtet, dass sich blaue Netze unter der Serosa füllen, sowie, dass blaue Streifen am Hilus der Leber, neben dem ductus hepaticus auftreten. Es ist von Wichtigkeit zu constatiren, dass diese Verbreitung der Injectionsmasse bei ganz geringem Druck erfolgt; Steigerung des Druckes bewirkt keineswegs eine Verbreitung der Masse auf einen grösseren Bezirk, sondern führt höchstens zur Bildung von Extravasaten innerhalb der Venenwand, um die Einstichstelle herum. Was sich bei geringem Druck nicht füllt, wird überhaupt von der gewählten Einstichstelle aus nicht injicirt.

Man erhält, wenn man nach einander in verschiedene Aeste der vena hepatica einsticht, partielle Füllungen einzelner Leberbezirke; die Hauptmasse des Organs wird aber nicht von der Injectionsmasse getroffen.

Die Wand der grösseren Lebervenen zeichnet sich dadurch aus, dass sie eine sehr dicke Adventitia besitzt. Dieselbe besteht aus Bindegewebe und glatten Muskelbündeln; dieselben verlaufen parallel der Längsaxe der Lebervenen, und liegen hauptsächlich in den inneren, der Media nächsten Bezirken der Adventitia; sie werden durch bindegewebige Züge von einander getrennt. Zwischen die Leberläppchen und die Muskelschicht der Adventitia ist eine dickere Lage von fibrillärem Bindegewebe eingeschoben, die die äusserste Schichte der Lebervenenwandung darstellt.

Die durch Einstich injicirte Masse füllt ein Netzwerk von Spalten und Röhren, das in den bindegewebigen Zügen zwischen den Muskelbündeln der Adventitia liegt; es werden so die Muskelbündel von den injicirten Räumen umsponnen. In die äusserste, rein bindegewebige Schichte der Adventitia setzt sich dieses gefüllte Netzwerk fort. Eine Injection mit Silberlösung zeigt, dass das Netzwerk von einem continuirlichen Endothel ausgekleidet ist, das völlig dem Endothel der Lymphbahnen gleicht. Es sind

Lymphgefässe, die sich durch Einstich in die Lebervenenwand füllen lassen.

Die Adventitia der Lebervene hängt nun durch Bindegewebszüge vielfach zusammen mit dem Bindegewebe, das die Pfortaderäste und die Gallengänge begleitet (Capsula Glissonii autor.), in diesen Zügen verlaufen grössere, mit Endothel ausgekleidete Lymphgefässe, die in die die Pfortader begleitenden Lymphbahnen einmünden, und eine directe Verbindung herstellen zwischen diesen und dem Lymphgefässnetz der Adventitia der Lebervenen. Die Injectionsmasse (Silberlösung oder Berliner Blau) tritt sogleich in diese Verbindungsäste ein und geht in die Lymphgefässe über, die die Pfortaderäste begleiten; so erklärt es sich, dass so bald die Injectionsmasse in der Leberpforte erscheint.

Ausserdem aber füllt sich von der Adventitia der Lebervenen aus ein Netzwerk von Spalten innerhalb der Leberläppchen, das seinem Verlauf nach vollständig dem Netz der Blutcapillaren entspricht; es münden diese Spalten andererseits in die Lymphgefässe ein, die die Pfortader begleiten. Dieses Verhalten ist schon von Mac Gillavry vollständig zutreffend geschildert worden.

Es besteht also eine doppelte Verbindung zwischen den Lymphgefässen der Adventitia der Lebervenen einerseits, und den die Pfortader begleitenden Lymphbahnen andererseits; eine directe, durch die beschriebenen grösseren Stämme vermittelte, und eine indirecte, durch Vermittelung des Netzes innerhalb der Leberläppchen. Bisher war nur die indirecte Verbindung beider Arten von Lymphgefässen bekannt.

Lässt man der Injection in die Lymphbahnen eine Füllung der Blutcapillaren von der Pfortader aus folgen, so kann man sich davon überzeugen, dass innerhalb der Leberläppchen jedes capillare Blutgefäss von einer feinen Spalte umgeben ist, welche von der in die Lymphbahnen eingespritzten Masse ausgefüllt wird. Die rothen Capillaren erscheinen im Längsschnitt von blauen Streifen, im Querschnitt von blauen Ringen umgeben, und dadurch von den Leberzellen getrennt (Fig. I). Die Leberläppchen sitzen mit ihrer Basis den Lebervenen auf, und man nimmt hier wahr, dass die Capillarscheiden mit den grossen Lymphgefässen innerhalb der Venenadventitia in Verbindung stehen, und von diesen aus sich gefüllt haben. An der Peripherie der

Leberläppchen sieht man die Capillarscheiden in grössere Lymphgefässstämme einmünden, die neben den Pfortaderästen verlaufen.

Ein Eindringen der in die Lymphbahnen eingespritzten Masse in das Lumen der feineren oder gröberen Blutgefässe kommt nicht vor; ausser den scheidenartigen Räumen um die Capillaren herum werden nur grössere Lymphgefässstämme gefüllt. Diese selbst begleiten die Pfortaderäste in mehrfacher Anzahl und bilden durch vielfache Anastomosen Geflechte mit länglichen Maschen, welche die Blutgefässe umspinnen.

Nahe der Einstichstelle ist die Injection der Capillarscheiden meist eine vollständige; die betreffenden Läppchen bilden einen ganz blau erscheinenden Bezirk. Die gröberen Lymphbahnen im periportalen Bindegewebe dagegen findet man oft bis zum Hilus hin injicirt und von ihnen aus ist vielfach die Injectionsmasse in die Leberläppchen eine Strecke weit eingedrungen, die Capillarscheiden unvollständig füllend. Es geht daraus hervor, dass die Räume um die Blutgefässe der Leberläppchen herum in keiner Weise durch Klappenapparate gegen die gröberen Lymphgefässe abgeschlossen sind.

Eine Einspritzung der Lymphbahnen in der Adventitia der Lebervene mit Silberlösung ergiebt, dass nur die grösseren Lymphgefässe, welche die Lebervenen und die Pfortaderäste begleiten, sowie ihre directen Verbindungsgefässe, von Endothel ausgekleidet sind. Die Silberlösung dringt in die Capillarscheiden zwar leicht ein, aber es tritt durchaus keine Endothelzeichnung in denselben auf. Davon habe ich mich an Injectionen, die auf weite Strecken hin die grösseren Lymphgefässe ausserhalb der Leberläppchen deutlich machten, ganz bestimmt überzeugt. Wodurch Kisselew (3) bewogen worden ist, den Capillarscheiden der Leberläppchen ein Endothel zuzuschreiben, lässt sich nicht feststellen, da ausser der ganz kurzen vorläufigen Mittheilung — meines Wissens wenigstens — keine genaueren Angaben oder Abbildungen dieses Autors vorliegen.

Wenn aber auch von nachweisbaren Lymphbahnen aus sich Räume leicht füllen lassen, die scheidenartig die Blutcapillaren der Leberläppchen umgeben, so geht daraus allein noch nicht hervor, dass sie vorgebildete, bestimmte Bahnen darstellen, die während des Lebens vorhanden sind und dem Lymphgefässsystem zugehören. Dazu ist der Nachweis nothwendig, dass

den injicirbaren Capillarscheiden eine eigene Wand zukommt, welche ihr Lumen von dem Protoplasma der Leberzellen trennt.

Diesen Nachweis zu führen erlaubt die Isolation der Capillarscheiden im gefüllten sowohl wie im leeren Zustande; auch kann man die Capillarscheide zuweilen an feinen Durchschnitten tadellos fixirter Leberstücke direct erkennen.

1. Isolation gefüllter Capillarscheiden.

Bei einer von der Pfortader aus injicirten Katzenleber war die Injectionsmasse (Carminleim) vielfach auf Blut gestossen, das die Capillaren theilweise verlegte. An derartigen Stellen war die Leimmasse, unter Wirkung des Injectionsdruckes, durch die unverletzten Capillarwände hindurch getreten, aber in farblosem Zustande. In den Gefässen war gefärbter Leim zurückgeblieben. Das farblose Transsudat hatte sich weiter verbreitet als die Injectionsmasse innerhalb des Gefässsystems; es füllte durchweg Räume um die Capillaren herum aus, so dass diese von dem Leim wie von einem Mantel umgeben waren. Die Darstellung dieses Mantels gelang sehr gut durch Färbung mit Haematoxylin; der farblose Leim wurde blau, während die rothe Injectionsmasse die Färbung nicht änderte.

Der transsudirte Leim lag nur in Räumen, die den injicirbaren Capillarscheiden entsprachen; er hatte sich innerhalb der Leberläppchen gleichmässig verbreitet. Die Blutcapillaren lagen öfters etwas excentrisch in der gefüllten Scheide; dieselbe stellt einen Cylinder dar, dessen Mantel vielfach eingedrückt erscheint. Ausbuchtungen werden durch vorspringende Zacken und Leisten von einander getrennt (Fig. 2. C. sch.). Die Ausbuchtungen entsprechen den Leberzellen, die Vorsprünge ragen gegen die Kittsubstanz hervor, die die Leberzellen verbindet. Die Leberzellenbalken haben sich vielfach auf weitere Strecken von den gefüllten Capillarscheiden zurückgezogen, so dass dieselben freiliegen und mit ihren Ausbuchtungen und Leisten sehr gut zu erkennen sind. In Fig. 2 tritt dieses sehr deutlich hervor.

Die Substanz der Leberzellen selbst kann also die äussere Begrenzung des Raumes, in den der farblose Leim transsudirt ist, nicht bilden. Sonst wäre unerklärbar, warum die Ausfüllungs-

masse dieselbe Form, die Ausbuchtungen und Leisten, aufweist, mögen nun die Leberzellen ihr dicht anliegen, oder mögen sie sich auf längere Strecken abgehoben haben. Die grosse Regelmässigkeit, mit der Vorsprünge und Vertiefungen auf der Aussenfläche der injicirten Capillarscheiden abwechseln, sowie der Umstand, dass alle gefüllten Scheiden dasselbe Aussehen bieten, sind nur verständlich, wenn die transsudirte Leimmasse innerhalb einer Membran gelegen ist, die sie von den Leberzellen trennt. Dieselbe muss mit den Kittmassen zwischen den Leberzellen inniger zusammenhängen, als mit dem Zellprotoplasma selbst, wie das constante Vorkommen von Leisten beweist.

Wo das Capillarrohr mit Blut gefüllt ist, kann man deutlich sehen, dass der Leimmantel ausserhalb der Blutbahn liegt.

Bei Füllung der Capillarscheiden mit Berlinerblau treten die Ausbuchtungen und die Leisten auch hervor (Fig. 1).

Sind die Capillaren, deren Scheiden mit Leim sich gefüllt haben, leer, so machen die Scheiden oft den Eindruck von platt gedrückten Cylindern; sie sehen wie Blätter aus, die zwischen die Balken der Leberzellen eingeschoben sind, und von den einzelnen Zellen Eindrücke empfangen. Isolirte Stücke dieser Blätter können den Eindruck machen, als seien sie einer Membran angehörig, die die Leberzellen umhüllt.

Aus den Capillarscheiden gelangt die transsudirte Leimmasse in die Lymphbahnen des Bindegewebes, das die Pfortaderäste begleitet, gerade wie das durch Einstich injicirte Berlinerblau.

Der Capillarscheide gehören sternförmige, platte Zellen an (Fig. 3, St. z.). Sie sind ganz platt, besitzen einen grossen, stark sich färbenden Kern und ein sehr helles Protoplasma; die Ausläufer der Zelle verlieren sich in der structurlos erscheinenden Substanz der Capillarscheide. Es bedarf günstiger Stellen, um die Umrisse des Zellenleibes zu sehen; zuerst gewahrt man nur die Kerne, die schon ihrer runden Form wegen sich von den Kernen der Capillarwand selbst unterscheiden. In dem gezeichneten Präparat war der Zellenleib deswegen gut sichtbar, weil er auf dem dunkeln Grunde der gefärbten Injectionsmasse sich abhob, die die Capillarscheide anfüllte.

Die Injectionsmasse I. m. ist innerhalb des Gefässsystems bis zur Theilungsstelle einer Capillare vorgedrungen; die beiden aus der Theilung hervorgegangenen Aeste des Blutgefässes sind

nicht mehr gefüllt, wohl aber ihre Scheiden (Fig. 3, C. sch.), deren ausgebuchtete Umrisse deutlich sichtbar sind. Der Scheide des einen Theilungsastes gehört die beschriebene sternförmige Zelle an (Fig. 3, St. z.). Weitere Structurverhältnisse kann man an gefüllten Capillarscheiden nicht wahrnehmen.

Der Zellkern ist der voluminöseste Abschnitt der Sternzelle; er ragt nach aussen, gegen die Leberzellen hin, vor, wenn man eine derartige Zelle der Capillarscheide im Profil sieht, und der beste Ausdruck für die gegenseitige Lagerung so zarter Gebilde, als die Capillarscheiden und diese platten Zellen sind, wäre wohl zu sagen, dass die sternförmigen Zellen der Aussenwand der Capillarscheiden aufliegen, nur muss man festhalten, dass die eine Fläche der Zelle mit der Capillarscheidenwand verklebt ist. Es ist mir nicht gelungen, an Schnittpräparaten diese Zellen der Capillarscheide durchweg nachzuweisen; nur hier und da waren einzelne Zellen zu erkennen. An ausgeschüttelten Präparaten einer Hundeleber dagegen, die frisch in Müller'sche Flüssigkeit gelegt und 5 Tage darin aufbewahrt worden war, konnte ich durch Färbung die runden Kerne dieser Zellen leicht nachweisen, und ihren Abstand von einander an ein und demselben Capillarrohr auf 0,020 bis 0,030 mm bestimmen. Vielfach, aber nicht immer, liegen die Zellen an den Theilungswinkeln der Capillaren. Zuweilen färbt sich das Protoplasma dieser Zellen etwas, und es ist dann der sternförmige Umriss des Zellenleibes wahrnehmbar.

In Grösse und Form unterscheiden sich die geschilderten Zellen nicht von denjenigen, die im Bindegewebe um die Pfortaderäste herum zahlreich angetroffen werden, und die man als die fixen Zellen des Bindegewebes der Leber bezeichnen muss. Man sieht an gut ausgeschüttelten Präparaten, wie dieses Bindegewebe mit dem Stroma der Leberläppchen zusammenhängt, und kann sich davon überzeugen, dass nicht nur die Fibrillen, sondern auch die fixen Zellen aus dem periportalen Bindegewebe, den Capillaren folgend in die Leberläppchen eintreten.

Der Durchmesser des Zellkerns betrug bei der Katze, sowie beim Hund 0,0054 mm, der der ganzen Zelle ungefähr 0,009 mm.

Die Kerne der geschilderten Zellen sind zuerst gesehen und beschrieben worden von E. Wagner (13); derselbe giebt an, dass sie durch ihre runde Form von den Kernen der Capillarwand sich unterscheiden, hielt aber die Membran, in der diese Kerne

liegen, für die Membrana propria der Leberzellenbalken. Kölliker (9) hat das Verhalten der Zellen in Bezug auf Form und Lage durchaus zutreffend erkannt und geschildert: „die Bindesubstanz im Innern der Leberläppchen besteht nach meinen Erfahrungen aus einer äusserst geringen Menge einer gleichartigen, formlosen Substanz und einer gewissen Anzahl zarter, sternförmiger, kernhaltiger Bindegewebskörperchen. Beide diese Theile haben ihre Lage zwischen den Gefässen und den Leberzellennetzen." (S. 433.) E. Hering (6) erwähnt der sternförmigen Zellen ebenfalls, lässt sie den Capillaren äusserlich aufliegen und sagt, dass man sie als Bindegewebskörperchen zu deuten pflege. Dagegen findet man in grösseren Handbüchern der Anatomie, z. B. bei Henle (12) und bei W. Krause (10) keine Erwähnung dieser Zellen.

Kupffer (22) hat unter dem Namen „Sternzellen" den Capillaren der Leberläppchen anliegende, durch Gold färbbare Gebilde beschrieben, die in regelmässigen Abständen von einander angeordnet sind, mehrere verschieden lange Ausläufer zeigen und mit denselben oft das Capillargefäss ringförmig umgreifen. Zuweilen dringen Fortsätze der Sternzellen auch zwischen die Leberzellen ein. Die Lage dieser Sternzellen zu den perivasculären Lymphräumen konnte er nicht genau ermitteln. Rothe (23) hat diese Zellen für verschiedene Säugethierarten abgebildet.

Ich muss diese Sternzellen für dieselben Zellen halten, die der Capillarscheide äusserlich aufliegen; es ist aber möglich, dass zuweilen, bei der von Kupffer angewandten Goldfärbung, Fasern des Leberstroma, denen eine Sternzelle aufliegt, eine Strecke weit durch den Goldniederschlag gefärbt werden und als Ausläufer der Sternzelle erscheinen. So erkläre ich mir die Angabe von Kupffer, dass Ausläufer der Sternzellen zwischen die Leberzellen eindringen. Die Bindegewebskörperchen ausserhalb der Leberläppchen färben sich durch Gold nicht; vielleicht ist daran der Umstand schuld, dass sie nicht, wie die Bindegewebskörperchen der Capillarscheide, in der Wand von Kanälen liegen, und dass ausserdem die Fasern, denen sie anliegen, viel dichter zusammenliegen, und keine Netze bilden. Die Zellen, die den Capillarscheiden innerhalb der Leberläppchen angehören, sind die fixen Bindegewebszellen des Stroma der Leberläppchen.

2. Die Isolation leerer Capillarscheiden.

Wenn man frische Leber auf einige Tage in Müller'sche Flüssigkeit einlegt, dann kleine Stücke gefrieren lässt und feine Durchschnitte anfertigt, so kann man durch Ausschütteln die Leberzellen vielfach entfernen. Es kommen dann Stücke eines Maschenwerkes zur Ansicht, das breiter ist als das Netz der Capillaren, aber in seiner Anordnung demselben gleicht. E. Wagner (13) sowie His (14) haben derartige Netze beschrieben und abgebildet; während aber E. Wagner der Ansicht ist, die isolirten Röhren seien Schläuche, in denen die Leberzellen enthalten seien, erklärt His das Netzwerk für das der Blutcapillaren, die von einer feinstreifigen Adventitia umhüllt seien. Diese aus Fibrillen bestehende Adventitia liegt dem Capillarrohr unmittelbar auf; einzelne Fibrillen durchsetzen die Zwischenräume zwischen den Capillaren, und müssen also die Leberzellenbalken durchziehen. Es haben sich die spätern Forscher der Darstellung und Deutung von His angeschlossen; auch Hering (6) ist der Ansicht, dass die Schläuche, die E. Wagner isolirt hat, „nur als ein Ueberzug der Capillaren" vorhanden sein können (S. 437).

Man kann sich nun überzeugen, das die Capillaradventitia

1) nicht nur aus Fibrillen, sondern ausserdem aus einer die Fibrillen verbindenden Zwischensubstanz besteht, die die Form eines Hohlcylinders hat; die Fibrillen sind der Hauptsache nach längslaufende, aber überall netzförmig verbundene Verdickungen dieses Hohlcylinders;
2) dass keinerlei Verbindung besteht zwischen der Wand der Capillaren und dem Hohlcylinder, dass also die Capillarscheide eine selbstständige Membran darstellt;
3) dass Zellen mit runden Kernen nur der Capillarscheide, nicht aber dem Capillarrohr selbst angehören.

An den Rändern des Schnittes sind die Capillarscheiden oft schräg abgerissen und leer; man kann deren antreffen, die nahe dem abgerissenen Ende eine sternförmige Zelle eingelagert enthalten, so dass man auf das dünne Rohr leichter aufmerksam wird (Fig. 7, St. z.). Die Wand ist so dünn, dass sie nur einen einfachen Contur bildet, während die Capillarwand selbst einen doppelten Contur aufweist; sie besteht 1) aus dem Netzwerk von

glänzenden Fibrillen, 2) aus formloser, glasartiger, die Maschen des Netzes ausfüllender Kittsubstanz, 3) aus eingelagerten (oder aufgelagerten) sternförmigen Zellen mit ihren runden Kernen. Wo das Capillarrohr noch in der Capillarscheide drin steckt, sieht man die Capillarwand hindurch, als ob dieselbe frei läge; die glänzenden Fibrillen scheinen dann, wie die Zellen, dem Capillarrohr aussen aufzuliegen (Fig. 7, C. sch.).

Von den Capillarscheiden gehen nun Fibrillennetze aus, die sich in die Räume hinein erstrecken, welche zwischen den Scheiden selbst ausgespart und von den Leberzellen selbst eingenommen sind. Diese Fibrillen aber sind nicht mehr durch Kittmasse zusammengehalten, sondern verlaufen frei.

Die innerhalb der Capillarscheide verlaufenden, sowie die von derselben zwischen die Leberzellen selbst ausstrahlenden Fibrillennetze, ebenso wie die sternförmigen Zellen der Capillarscheide, bilden das Gerüst der Leberläppchen, das Leberstroma. Bisher ist ziemlich übereinstimmend von diesem angegeben worden, dass es aus einer Art von reticulärem Bindegewebe bestehe, das von der Capillarwand ausgeht; diese Angabe ist dahin zu berichtigen, dass das Leberstroma nur von der Capillarscheide ausgeht, mit der Wand der Blutcapillaren selbst dagegen nirgends zusammen hängt. Die Capillarscheide bildet sich da, wo die Pfortaderäste sich in die Capillaren auflösen, also an der Peripherie der Leberläppchen. An Stelle der Bindegewebszüge, die die Pfortaderäste begleiten, tritt für jedes Capillarrohr ein sich abzweigendes Netz von Fibrillen, zusammengehalten durch ein Rohr formloser Kittsubstanz; man sieht die Fibrillen direct aus den Bündeln des periportalen Bindegewebes heraustreten, erkennt auch die verbindende Masse in schwächer lichtbrechenden Medien, Wasser oder verdünntem Glycerin, noch ganz gut. Schon Henle (12. Seite 211) hat in Fig. 145 diesen Zusammenhang der Fibrillennetze innerhalb der Capillarscheiden mit dem Bindegewebe der Capsula Glissonii abgebildet; auch die Querschnitte der einzelnen Fibrillen treten, als Verdickungen der Capillarscheiden, deutlich hervor. Henle bezeichnet zwar das Netz als das der Capillargefässe, aber es sind in Wirklichkeit die Capillaren nebst ihren Scheiden; daher erscheinen die Balken des Netzes so breit, öfters so breit wie die Zwischenräume für die Leberzellen.

Wir verdanken A. Böhm (15) sowie Oppel (16) grosse Verbesserungen der Darstellungsweise des Leberstroma. Man kann dasselbe durch Bildung von Chromsilberniederschlägen auf den Fibrillennetzen sichtbar machen und an Schnittpräparaten darstellen, an denen alle Theile ihre gegenseitige Lage bewahrt haben. Das Verfahren von Oppel lässt sich auch auf Lebern anwenden, die in Alcohol gehärtet, und deren Blutgefässe durch Injection dargestellt sind. Es ist also leicht, das Verhältniss des Leberstroma zu der Wand der Blutcapillaren klar zu machen. Fig. 4 stellt das Stroma der Leber einer erwachsenen Katze vor, das nach dem Verfahren von Oppel dargestellt ist; die Blutcapillaren waren von der Pfortader aus, mit Carminleim injicirt.

Es sind nur die Netze der Fibrillen wiedergegeben. Ven. ist ein Stück der Wand einer Centralvene, Cr, Cr bezeichnet den Zug einiger von der Vene ausgehenden Capillaren; jede derselben wird von einem Geflecht stärkerer und schwächerer Fasern umsponnen, die längliche, enge Maschen einschliessen. Zwei benachbarte Capillaren werden durch ein Netzwerk feiner Fasern verbunden, das in einer Lücke des Blutgefässnetzes liegt (bei a).

Es sind diese Fasern feiner, wie die, die die Blutgefässe umspinnen, aber die Maschen zwischen ihnen sind etwas weiter. Am Präparat lässt sich direct sehen, dass das Netzwerk einen geringen Abstand von der Capillarwand selbst hat; der Durchmesser desjenigen Rohrs, dem das Netzwerk angehört, ist grösser als der Durchmesser des injicirten Capillargefässes.

Der gefärbte Faserkorb liegt in der Wandung der Capillarscheide und das feine Netz von Fibrillen, das zwischen die Leberzellen sich einschiebt, geht von der Capillarscheide aus.

Die Resultate, die das Studium des Leberstroma an Schnittpräparaten liefert, stimmen also überein mit den Ergebnissen der Untersuchung frisch ausgeschüttelter Leberschnitte, und ergänzen dieselben in willkommener Weise, durch vollständige Darstellung der Fibrillennetze.

Bei der Anwendung des Oppel'schen Verfahrens auf die Leber färben sich nur die Fasernetze, nicht die Zellen der Capillarscheide; durch Goldchlorid sind wesentlich die Zellen darstellbar, wenn man nach dem von Kupffer (22) angegebenen

Modus verfährt, und nur einzelne Züge des Fasernetzes werden durch Goldniederschläge sichtbar gemacht.

Man kann durch Goldchlorid aber auch das Fasernetz der Leberläppchen allein zur Anschauung bringen, wie neuerdings Miura (25) gezeigt hat. Man ist also nicht berechtigt, eine besondere Anziehungskraft der Sternzellen für das Goldchlorid anzunehmen; es schlägt sich das Gold bald auf denselben nieder, bald nicht. Eine Erklärung dieses Verhaltens ist zur Zeit nicht zu geben; daher aber dürfen wir auch in dem Umstande, dass die Bindegewebszellen in den Leberläppchen sich durch Gold färben lassen, die im periportalen Gewebe liegenden dagegen nicht, nicht die Berechtigung finden, eine spezifische Verschiedenheit dieser Zellen zu behaupten. Die Unterschiede in der Vertheilung der Zellen selbst, und im Character des Gewebes, in welchem die Zellen liegen, spielen sicher bei der Reduction des Goldsalzes eine Rolle, und es kommt nicht lediglich auf den Zellenleib und seine Eigenschaften allein an.

3. Nachweis der Capillarscheiden an Schnitten.

Wenn es richtig ist, dass jedes Capillargefäss innerhalb der Leberläppchen in einer Scheide steckt, mit der seine Wandung nirgends zusammenhängt, so muss das Capillarrohr sich innerhalb dieser Scheide frei bewegen, besonders auch von derselben zurücktreten können. Es wird dann möglich sein, die Capillarscheide direct wahrzunehmen. Es ist ein Zurücktreten der Capillarwand von der Capillarscheide öfters zu beobachten; bisher hat man immer das Bild als „zurückweichen der Capillaren von den Leberzellen“ gedeutet. Der Nachweis, dass diese Deutung nicht zutrifft, kann nur an tadellos fixirten Leberstücken geliefert werden, an denen jede Schrumpfung des Gewebes bei der Fixirung ausgeschlossen ist. Mir standen Präparate menschlicher Leber zu Gebote, die ganz frisch in Flemming'sche Lösung eingelegt worden war; man sah an feinen Durchschnitten die Blutcapillaren vielfach von Spalten umgeben, und konnte erkennen, dass die äussere Begrenzung der Spalte nicht von Leberzellen gebildet wurde (Fig. 5). Der Spalt C. Sch, der das mit Blut gefüllte Capillarrohr C begleitet, wird von den Leberzellen ge-

trennt durch eine eigene Wandschicht, die punktirt erscheint und sich bei a etwas abgehoben hat.

Dieselbe hängt mit den Kittleisten zwischen den Leberzellen L. z. zusammen. Eine andere Stelle desselben Schnittes ist in Fig. 6 wiedergegeben. Es ist eine ganz dünne Partie des Randes; zwischen zwei Leberzellenbalken L z, L z, erstreckt sich eine weite gebogene Spalte hinein, die für eine Blutcapillare bestimmt war; das Blutgefäss aber ist herausgefallen, und an einer Stelle zeigt sich die Auskleidung des Raumes C. sch. als vollständige Schichte, die sich von den Leberzellen etwas abgehoben hat, und als ein feinstreifiges Stück eines cylindrischen Rohres erscheint. Dasselbe ist viel dünner als die Capillarwand.

An beiden Stellen haben wir die Capillarscheiden vor uns. Die geringe Dicke, und der Zusammenhang mit den Leberzellen bewirken, dass man auf Schnitten meistens die Wand der Capillarscheide nicht sieht. Man sieht sie ebensowenig als das Leberstroma. Wenn es richtig wäre, dass die Fäden des Leberstroma von der Wand der Capillaren ausgehen, so müsste man diese Fäden stets dann sehen, wenn zwischen Leberzellen und Capillarwand ein Spalt sich gebildet hat. Man sieht die Fibrillen in solchen Fällen aber niemals. Nach unseren Ergebnissen, die erkennen lassen, dass die Fibrillennetze des Leberstroma von der Capillarscheide ausgehen, ist dies verständlich.

Nach den Resultaten der Isolirung gefüllter und leerer Capillarscheiden, sowie nach den Ergebnissen der Untersuchung gut fixirter Leber an Schnitten müssen wir schliessen, dass die Räume um die Blutcapillaren innerhalb der Leberläppchen, die sich von den Lymphgefässen aus injiciren lassen, eine selbständige Wand haben. Dieselbe ist eine aus formloser Grundsubstanz und einem eingelagerten Netz ungleich dicker Fibrillen bestehende, mit platten, sternförmigen Zellen belegte Membran, die wie ein Rohr in einigem Abstand das Capillargefäss umgiebt, mit den Kittleisten zwischen den Leberzellen zusammenhängt, und den Leberzellen dicht anliegt. Von derselben gehen Netze von Fibrillen in die Leberzellenbalken hinein, und verbinden die Capillarscheiden untereinander. So werden

die Scheiden der Blutcapillaren zur Grundlage des Stroma der Leberläppchen.

Die injicirbaren Räume um die Blutcapillaren der Leberläppchen bestehen also während des Lebens, da sie eine selbständige Wand besitzen; der Zusammenhang derselben mit den grösseren Lymphgefässen in der Adventitia der Lebervenen und in der Capsula Glissonii berechtigt uns, sie dem Lymphsystem zuzurechnen. Wir müssen sie als die Wurzeln der Lymphgefässe des Leberparenchyms auffassen.

Es ist für die Lymphwurzeln charakteristisch, dass sie einer endothelialen Auskleidung entbehren; sie liegen im interstitiellen Gewebe der Organe und werden da, wo dieses sehr reducirt ist, z. B. im centralen Nervensystem und in der Retina, durch röhrenförmige Scheiden um die Blutgefässe, die mit Lymphgefässen zusammenhängen, vertreten. His (17), dem wir die Kenntniss dieses Verhaltens verdanken, hält dafür, dass die Reduction des interstitiellen Gewebes den Grund abgiebt für die Bildung perivasculärer Lymphscheiden. In der Leber, wie im Hirn und Rückenmark, ist das interstitielle Bindegewebe sehr spärlich, daher treffen wir in den genannten Organen statt der Lymphwurzeln röhrenförmig die feinsten Blutgefässe umgebende Lymphscheiden an.

Die Leberzellen berühren einerseits die Gallengänge, andererseits die Anfänge der Lymphbahnen; von den Blutgefässen werden die Leberzellen überall durch die Lymphbahnen getrennt. Innerhalb der Leberläppchen aber wird die Grenze zwischen Blut und Lymphe nur durch die Wand der Blutcapillaren gebildet. Der Abfluss der Lymphe aus den Leberläppchen kann nach zwei Seiten hin erfolgen; in die Stämme, die die Pfortader begleiten, oder in diejenigen, die in der Adventitia der Lebervenen liegen. Beide Arten der grösseren Lymphgefässe sind direct verbunden; sie können sich aber nach verschiedenen Seiten hin entleeren, die Lymphgefässe längs der Pfortader nach der Bauchhöhle hin, die die Lebervenen begleitenden durch das Zwerchfell hindurch zu den Lymphdrüsen des hinteren Mediastinum. (Vergl. Longet, Physiologie, 2. Aufl., Bd. I. S. 918.)

Wir haben noch das Verhältniss zu besprechen, in dem die Gallencapillaren zu den Wurzeln der Lymphgefässe stehen. Johannes Müller (18, Bd. I. S. 272) hat die Beobachtung ge-

macht, dass beim Hunde die Galle in den Lymphgefässen am Hilus der Leber erscheint, wenn man den Ductus choledochus am lebenden Thier unterbindet. Andererseits haben Mac Gillavry und A. Budge erwiesen, dass man durch Injection der Gallengänge unter hohem Druck perivasculäre Bahnen in den Leberläppchen und von diesen aus die Lymphgefässe der Leber füllen kann. Wenn es sich auch bei diesen Injectionen nur um Extravasate handeln kann, so ist doch die Frage nahe liegend, warum die Extravasate aus den Gallenwegen regelmässig in die Anfänge der Lymphbahnen gelangen, und in diesen weiter gehen, wie auch am lebenden Thier die Galle bei behindertem Abfluss thut. Die Antwort ergiebt sich aus dem Verhalten der Capillarscheide, also der Wand der Lymphbahnen, zu den Kittleisten zwischen den Leberzellen. Es besteht zwischen beiden ein inniger Zusammenhang. Die Kittleiste, in der ein capillarer Gallengang verläuft, führt überall zu der Wand der Lymphbahn hin. Aus den Versuchen von Julius Arnold (19, 20), sowie von Thoma (21) wissen wir, dass die Kittsubstanz mancher Epithelien ein besserer Leiter für den Saftstrom ist, als das Protoplasma der Zellen. In das Blut eingeführtes Indigocarmin erscheint beim Frosch zuerst in der Kittsubstanz zwischen den Epithelien der Zunge, und bildet blaue Ringe um die Zellen herum, während innerhalb der Zellen noch kein Farbstoff nachzuweisen ist. Feste Partikel, die nach dem Tode in die Blutgefässe eingespritzt werden, treten bei höherem Druck durch die Blutgefässwände hindurch, und gelangen in die Kittleisten zwischen den Epithelien. Es folgt wohl daraus, dass die Kittsubstanz weicher ist als die Zellsubstanz, und dass sie stärker vom Gewebssaft durchströmt wird. Wenn wir annehmen, dass die Kittsubstanz zwischen den Leberzellen sich ähnlich verhält wie die zwischen Schleimhautepithelien, so würde verständlich sein, dass die Galle, bei Stauung, die Kittsubstanz stärker durchtränkt und, den Kittleisten folgend, in die perivasculären Lymphräume eintritt. Denselben Weg würde eingedrückte Injectionsmasse nehmen.

Litteraturverzeichniss.

1) Mac Gillavry, Zur Anatomie der Leber. Wiener Sitzungsber. Bd. 50. Sitzung vom 28. April 1864.
2) Irminger und Frey, Ein Beitrag zur Kenntniss der Gallenwege in der Leber des Säugethiers. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 16. 1866.
3) Kisselew, Ueber die Lymphgefässe der Leber. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. 1869. S. 147.
4) Eberth, Untersuchungen über die normale und pathologische Leber. Virchow's Archiv Bd. 39. S. 70.
5) E. Hering, Ueber den Bau der Wirbelthierleber. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 3. 1867.
6) E. Hering, Von der Leber. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Bd. I. S. 429.
7) Asp, Berichte der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, math.-physikalische Classe, Juli 1873.
8) A. Budge, Neue Mittheilungen über die Lymphgefässe der Leber. Berichte der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften, math.-physikalische Classe, Sitz. vom 21. Juli 1875.
9) Kölliker, Gewebelehre. 5. Aufl. 1867.
10) W. Krause, Allgemeine Anatomie. 1876.
11) Quain's Anatomy, Eighth Edition. 1876. Vol. II.
12) Henle, Eingeweidelehre. II. Aufl. 1875.
13) E. Wagner, Beitrag zum normalen Bau der Leber. Archiv für Heilkunde. Bd. I. 1860.
14) W. His, Beiträge zur Kenntniss der zum Lymphsystem gehörigen Drüsen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 10.
15) Kupffer, Sitzungsberichte der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie in München. Sitzung vom 16. Juli 1889.
16) Oppel, Eine Methode zur Darstellung feinerer Structurverhältnisse der Leber. Anatomischer Anzeiger. 1890. Nr. 5.
17) W. His, Ueber ein perivasculäres Canalsystem in den nervösen Centralorganen und über dessen Beziehungen zum Lymphsystem. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 12. S. 127.
18) Johannes Müller, Physiologie. IV. Aufl.
19) J. Arnold, Ueber die Kittsubstanz der Endothelien. Virchow's Archiv. Bd. 66.
20) J. Arnold, Ueber die Kittsubstanz der Epithelien. Virchow's Archiv, Bd. 64, S. 21.
21) Thoma, Ueber die Kittsubstanz der Epithelien. Physiologischer Theil. Virchow's Archiv, Bd. 64, S. 394.
22) Kupffer, Ueber die Sternzellen der Leber. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 12, S. 353. 1876.

23) P. Rothe, Ueber die Sternzellen der Leber. Münchener Diss. 1882.
24) Asch, Ueber die Ablagerung von Fett und Pigment in den Sternzellen der Leber. Bonner Dissertation 1883. (Referat in Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht, Bd. XIV, I. Abth. S. 326.)
25) Miura, Virchow's Archiv, Bd. 97, S. 142.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel X.

Fig. 1. Katze, Leber. Die Lymphbahnen blau, die Pfortadercapillaren roth injicirt. Die Durchschnitte der Capillaren C. sind von der mit blauer Masse gefüllten Capillarscheide C.sch. umgeben. L.s. Lebersubstanz, nicht ausgeführt. $^{250}/_{1}$.

Fig. 2. Katze, Leber. Die Pfortadercapillaren mit Blutkörperchen, die Capillarscheiden mit transsudirtem Leim gefüllt, der nachträglich mit Hämatoxylin gefärbt ist. C.sch. Capillarscheide, mit Ausbuchtungen, den Abdrücken der Leberzellen, versehen; dazwischen Zacken und Leisten, die gegen die Kittsubstanz zwischen den Leberzellen vorspringen. L.z. Leberzellen, meist von den Capillarscheiden zurückgezogen. bl. Blutkörperchen innerhalb der Pfortadercapillaren. I.m. Rothe Injectionsmasse in einem Capillargefäss. $^{350}/_{1}$.

Fig. 3. Katze, Leber. Sternzelle. Ein capillares Blutgefäss ist bis zu seiner Theilungsstelle mit rothem Leim I.m. gefüllt. Beide abgehenden Zweige sind leer, aber ihre Capillarscheide C.sch. ist mit transsudirtem Leim gefüllt. St.z. sternförmige Bindegewebszelle, der Capillarscheide aufliegend. $^{350}/_{1}$.

Fig. 4. Katze, Leber. Stroma, nach dem Verfahren von Oppel dargestellt. Ven. Centralvene. Cr, Cr Geflechte von ungleich dicken Fibrillen um die Blutcapillaren herum. Bei a ein Netz feiner Fibrillen, das benachbarte Capillarscheiden verbindet. $^{350}/_{1}$.

Fig. 5. Mensch, Leber, in Flemming'scher Lösung (Chrom-Osmium-Essigsäure-Gemisch) fixirt. C. Capillarrohr, mit Blutkörperchen gefüllt. C.sch. Hohlraum der perivasculären Scheide; die Wand derselben bei a von den Leberzellen L.z. abgehoben. $^{350}/_{1}$.

Fig. 6. Mensch, Leber. C.sch. Bruchstück einer Capillarscheide, von den Leberzellen L.z. abgehoben. $^{350}/_{1}$.

Fig. 7. Hund, Leber, ausgeschüttelt. Eine leere Capillarscheide C.sch., die eingelagerte Fibrillen erkennen lässt, ist eine Strecke weit isolirt. St.z. Sternzelle, in die Capillarscheide eingelagert. L.z. eine Leberzelle, die aussen auf der Capillarscheide aufsitzt. Bei a steckt das Capillargefäss noch in der Scheide drin, daher sieht man eine Strecke weit 2 Cylinder ineinander. $^{350}/_{1}$.

Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën.

Von

Dr. med. E. Ballowitz,
Privatdocent und Prosector an der Universität Greifswald.

Hierzu Tafel XI und XII.

Theil III: Fische, Amphibien und Reptilien[1]).

Ursprünglich war es meine Absicht, die Spermatosomen der Fische, Amphibien und Reptilien in ähnlicher Weise monographisch zu bearbeiten, wie ich es bei anderen Thiergruppen[1]) durchzuführen versucht habe. Ich kam indessen bald zu der Ueberzeugung, dass es mir nicht gelingen könnte, ein ähnlich vollständiges Material zu erhalten, wie es mir für meine früheren Arbeiten zu Gebote stand, da für derartige Untersuchungen nur durchaus frisches, am Besten sogar lebendes Material verwendbar ist. Ich muss daher eine systematisch vollständigere Weiterführung dieser Arbeiten, welche mir noch manche interessante Gesichtspunkte zu versprechen scheinen, Beobachtern überlassen, welche mit Hinsicht auf die Beschaffung des Materials günstiger gestellt sind, als ich. Für eine systematische Untersuchung der Fische z. B. dürften sich Seeplätze, wie Neapel und Triest ganz besonders eignen.

Aus diesem Grunde habe ich mich entschlossen, in der folgenden Abhandlung die Beobachtungen niederzulegen, welche ich bis jetzt gemacht habe. In Bezug auf die Litteratur, welche über diesen Gegenstand recht zerstreut und besonders über die

1) Vgl. meine Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Theil I: Die Spermatozoën der Vögel. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 32, S. 401—473, Taf. XIV—XVIII. Desgl. Theil II: Die Spermatozoën der Insecten. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. L, S. 317—407, Taf. XII—XV.

Spermatosomen der Amphibien umfangreich ist, bemerke ich noch, dass ich dieselbe nur soweit berücksichtigt habe, als sie mit meinen Beobachtungen in unmittelbarem Zusammenhange steht, um dieser Arbeit keine unnöthig grosse Ausdehnung zu geben.

Den Anfang mögen Mittheilungen über den feineren Bau der Samenkörper der Fische machen, über welchen bis jetzt nur sehr wenig bekannt war.

A. Fische.

In der Klasse der Fische kommen sehr mannigfach gestaltete Spermatosomen vor, deren Unterschiede besonders durch die Form des Kopfes gegeben werden.

Von den Samenkörpern des Amphioxus lanceolatus berichtet Langerhans (1), dass dieselben aus einem deutlich herzförmigen Kopfe und einem feinen kurzen Faden zusammengesetzt sind. Dicht hinter dem Kopfe bildet Langerhans (l. c. Tafel XIV Fig. 44 a, b) einen rundlichen, an Grässe dem Spermatozoënkopf fast gleichkommenden Körper ab, welcher sehr an eine ähnliche, bei den Knochenfischen vorkommende Bildung erinnert; dieser Körper wird gleichfalls von dem Schwanzfaden durchsetzt, welcher sich direct mit dem hinteren Einschnitte des Kopfes vereinigt. Es kann daher nicht zweifelhaft sein, dass dieses Gebilde ein „Verbindungsstück“ [1]) darstellt.

Von den Cyclostomen liegen Beobachtungen über Petromyzon Planeri und Myxine glutinosa vor. Die Samenkörperchen des ersteren bestehen nach Calberla (2) aus einem langen, walzenförmigen Kopfe, an den sich ein kurzes dünnes Mittelstück anschliesst, und aus einem langen, sehr kräftige Actionen vollführenden Schweif (vgl. l. c. Tafel XXVIII Fig. 20). R. Wagner bildet die Samenkörper von Petromyzon fluviatilis als längliche, mit einem kurzen Schwanzanhang versehene Stäbchen ab (9, Fig. VI e).

Die Spermatozoën von Myxine stellt Cunningham (3, Taf. VII, Fig. 14) als kleine, mit einem kurzen Schwanzfaden und

---

1) Ich habe die von G. Retzius (24) gewählten Bezeichnungen beibehalten, welcher an dem Geisseltheil der Spermatozoën der Säugethiere ein Verbindungsstück (gleich dem „Mittelstück“ Schweigger-Seidel's), ein Hauptstück und ein Endstück unterschieden hat.

einem kleinen birnförmigen, stark lichtbrechenden Kopfe versehene Gebilde dar; hinter dem Kopfe befindet sich ein durchsichtiger protoplasmatischer Körper, den ich wiederum für ein Verbindungsstück erklären muss.

Die Samenkörper der Selachier zeichnen sich nach Leuckart und Wagner (4) durch eine ansehnliche Grösse und namentlich durch die cylindrische Form und Länge des Kopfes aus; der letztere ist in der Regel spiralig gewunden, obgleich die Umläufe der Spirale nach Zahl und Grösse mancherlei Verschiedenheiten darbieten. Bei Raja oxyrhynchus sollen sich die Windungen auf die vordere Hälfte des Kopfes beschränken, bei Scyllium canicula sollen sie gänzlich fehlen (Wagner). In Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology Vol. IV p. 483 erwähnen R. Leuckart und R. Wagner, dass der Kopf der Samenfäden von Scymnus zwei lange Spiraltouren beschreibt, während bei Acanthias an demselben vier engere Windungen beobachtet werden. Eine ähnliche Anzahl von Spiralwindungen soll sich an dem Kopfe der meisten Raja-Arten vorfinden, z. B. bei Torpedo narce, Raja rubus u. A. Auch der Spermatosomen-Kopf von Chimaera monstrosa soll drei Windungen besitzen (vgl. auch Fig. D, a in Leydigs Lehrbuch der Histologie S. 493). Der Geisseltheil dieser Samenkörper wird stets nur als einfacher, gerader Faden abgebildet.

v. la Valette St. George (5) beschreibt die Spermatosomen von Galeus canis und Raja clavata. Bei ersterem besitzt der Kopf 9—10 Spiralwindungen, bei Raja deren 5. Unterhalb des Kopfes erwähnt dieser Forscher zuerst eine „pars quaedam dilucidior, parvo protoplasmatis globulo involuta".

G. Hermann (6) hat diesen Theil als Mittelstück erkannt. Dieses Mittelstück (= dem Verbindungsstück nach Retzius) ist stets gerade gestreckt und setzt sich deutlich von dem Kopfe ab, von welchem sich dasselbe auch durch ein anderes Färbevermögen unterscheidet. Hermann fand dieses Mittelstück bei allen von ihm untersuchten Plagiostomen. Auch an dem anderen Ende des Kopfes konnte Hermann ein von diesem differentes Stück unterscheiden, welches die Gestalt einer fein ausgezogenen, kurzen Spitze besitzt; er nennt dieselbe „pointe céphalique". An noch nicht völlig entwickelten Spermatosomen ist dasselbe stets deutlich zu unterscheiden, während es an dem ausgebildeten

Spermatosom oft nicht mehr abzugrenzen ist. Nach der Zahl der Kopfwindungen werden von Hermann zwei Kopfformen unterschieden. Die eine Form besitzt 12—14 weite Spiralwindungen; sie wurde bei Squatina angelus und Mustelus vulgaris gefunden. Die andere Form stellt einen geraden Schraubengang mit sehr zahlreichen und sehr kleinen und engen Windungen dar und soll bei Scyllium canicula, Sc. catulus und verschiedenen Raja-Arten vorkommen (Raja batis, R. clavata, R. ondulata).

Am genauesten sind die Samenkörper der Plagiostomen (Raja clavata L. und Raja vomer Fries.) von O. S. Jensen (7, 8) untersucht worden, dem es gelang, auch an dem Geisseltheile weitere Einzelheiten zu erkennen. Ich werde auf die Beobachtungen dieses Forschers alsbald zurückkommen.

Die sehr kleinen und zarten Samenkörper der Teleostier werden von den meisten Beobachtern als stecknadelförmig bezeichnet und sollen aus einem kleinen, runden Kopfe und einem ausserordentlich feinen Geisselfaden bestehen. Bei Cobitis fand R. Wagner zuerst an der Verbindungsstelle des Schwanzfadens mit dem Kopfe eine kleine Verdickung auf, welche wie ein Anhang des Kopfes aussieht und diesem dann eine birnförmige Gestalt giebt (4, S. 833; 9, S. 483; 10, Fig. VI b).

Miescher (11) untersuchte die Spermatozoën des Lachses, Karpfen und Hechtes genauer und fand sie gebildet von einem Kopf, einem kleinen, blassen, knopfförmigen, dem Kopfe dicht ansitzenden Mittelstück und einem geraden, blassen Faden von äusserster Feinheit. Der Kopf der Samenzelle des Lachses, neben welchem die beiden anderen Theile des Spermatosoms beinahe verschwinden, ist stark lichtbrechend, abgeplattet und besitzt ungefähr die Gestalt einer querhalbirten Bohne, deren Schnittfläche an den Kanten etwas abgerundet und in der Mitte schwach nabelförmig eingezogen ist, so dass das Gebilde, von der breiten Seite gesehen, eine geringe Andeutung von Herzform zeigt. Die Spermatozoën-Köpfe des Karpfen und Hechtes sollen mehr die Form einer Halbkugel besitzen. Auf die Angaben, welche Miescher über eigenthümliche Strukturverhältnisse dieser Köpfe gemacht hat, werde ich an betreffender Stelle eingehen.

Mit den Beobachtungen Mieschers stimmen die Bemerkungen überein, welche His (12) über die Zusammensetzung der Samenkörper vom Lachs gemacht hat.

Leydig (13) untersuchte die Zoospermien von Tinca chrysitis und Gasterosteus aculeatus, welche bei beiden Arten sehr klein sind. Der Spermatozoënkopf von Tinca und ebenso, nach einer früheren Mittheilung Leydigs (14), von Dactyloptera volitans soll birnförmig sein, während an den Zoospermien des Stichlings das Köpfchen auch keineswegs rein rund ist, sondern etwas Eckiges an sich hat. Derselbe Beobachter (15) fand auch die Köpfe der Samenkörper von Salmo fario und Salmo salvelinus von birnförmiger Gestalt; bei letzterem besitzt das stark glänzende Kopfende vorne noch deutlich eine Einkerbung.

J. Brock (16, S. 427) konnte nur an den Spermatosomen von Muraena helena ein kurzes, dreieckig nach oben verbreitertes Verbindungsstück auffinden.

Ueber die Samenkörper der Ganoiden und Dipnoër habe ich genauere Angaben nicht finden können.

Für meine eigenen Untersuchungen war es mir möglich, folgende Species heranzuziehen:

Ordnung:	Genus:	Species:
Selachii	Raja	clavata L.
Ganoidei	Acipenser	sturio L.
Teleostei	Clupea	harengus L.
	Esox	lucius L.
	Cyprinus	carpio L.
	Leuciscus	rutilus L.
	Scardinius	erythrophthalmus L.
	Gadus	morrhua L.
	Perca	fluviatilis Rond.
	Acerina	cernua L.
	Gobius	niger Rond.
	Zoarces	viviparus Cuv.
	Cyclopterus	lumpus L.

Gerade bei den Fischen kommt Alles darauf an, das Sperma wo möglich dem lebenden Thiere zu entnehmen, da die Samenkörper sich nach dem Tode sowohl in dem Thiere, wie ausserhalb desselben sehr bald verändern.

1. Selachii.

Aus dieser Gruppe konnte ich leider nur den Stachelrochen, Raja clavata L., untersuchen. Dass ich überhaupt dieses Material

in gebrauchsfähigem Zustande erhielt, verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Geheimrath Professor Dr. Möbius in Berlin und des Herrn Dr. Heincke in Oldenburg, auf deren Rath ich mir im April 1889 aus der Nordsee von Hochsee-Fischern Rochen kommen liess. Die Thiere langten hier, in Eis verpackt, in so frischem Zustande an, dass die Spermatozoën und Flimmerhaare noch lebhafteste Bewegungen zeigten. Die vasa deferentia der Männchen waren strotzend mit Sperma gefüllt, welches indessen nicht allein aus Samenkörpern bestand; vielmehr waren zahlreiche mehr weniger zerfallene Zellen und körniger Detritus beigemischt, wodurch die genaue Untersuchung, besonders der Macerationspräparate, sehr erschwert wurde. Es ist dies wohl dadurch zu erklären, dass bei den von mir untersuchten Thieren die Brunst bereits ihrem Ende nahe war. Indessen gelang es mir, noch folgende Einzelheiten festzustellen.

Die Spermatozoën von Raja bestehen aus einem Kopf und einem Geisseltheil; der letztere setzt sich aus einem Verbindungsstück und einem langen Hauptstück zusammen. Ein Endstück ist nicht nachzuweisen.

Der Kopf des frischen Spermatosoms (Tafel XI, Fig. 1) ist stark lichtbrechend, ziemlich starr und zeigt etwas über $5^1/_2$ annähernd gleich grosse, nicht gerade enge Spiralwindungen. Ich muss daher G. Hermann (6) widersprechen, wenn er den Spermatozoën-Kopf bei Raja clavata als einen geraden, aus sehr zahlreichen und sehr engen Windungen bestehenden Körper schildert. Ein derartiges Aussehen habe ich bei dieser Species ebenso wenig beobachtet, als v. la Valette St. George und Jensen. Die vorderste Kopfwindung ist schmaler als die übrigen und läuft in eine feine, gerade, hellere Spitze aus, die sich aber von dem übrigen Kopftheil weiter nicht abhebt. Liegen die Köpfe einige Zeit in Kochsalzlösungen, so tritt eine Erweichung ihrer Substanz ein und die Spiralwindungen verschwinden mehr und mehr, so dass der Kopf meist unregelmässig hin und her gebogen und oft lang ausgezogen erscheint (Fig. 2). Werden derartige Präparate mit Anilinfarben, z. B. Gentianaviolett gefärbt, so tingirt sich der Kopf sehr intensiv bis auf die kleine Spitze, das „Spitzenstück", welches hell bleibt oder sich doch nur sehr wenig färbt (Fig. 2, Sst). Noch deutlicher wird dies an mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten, in welchen nur

der Kopf eine sehr intensive Färbung annimmt, während die übrigen Theile sich nur ganz schwach färben. Fast ganz ungefärbt bleibt das Verbindungsstück; es verhält sich hierdurch anders, als bei den meisten übrigen Wirbelthieren, bei welchen in Deckglas-Trockenpräparaten mit Gentianaviolett eine intensive Färbung desselben auftritt. Auch mit Alaunkarmin tingirt sich in Deckglas-Trockenpräparaten nur dieses „Hauptstück" des Kopfes, das „Spitzenstück" bleibt bei Anwendung dieses Reagens auf Chromatin farblos.

Jensen (8, S. 729) erwähnt, dass er bei Behandlung mit Osmiumsäure an den Köpfen eine ausserordentlich zarte Membran stellenweise abgelöst fand und vermuthet, dass dies vielleicht die persistirende Kernmembran sein könnte. Ich habe diese feine Membran nicht gesehen, glaube auch nicht, dass sie mir entgangen ist, da sie bei der von mir angewandten Methode der maximalen Färbung wohl um so deutlicher hervorgetreten wäre. Ich vermuthe vielmehr, dass Jensen zarte, völlig durchsichtige, körnchenfreie, plasmatische Reste gesehen hat, wie sie an den Köpfen nicht selten wahrgenommen werden. Ich will damit aber nicht die Existenz einer Rindenschicht der Köpfe in Abrede stellen, ich habe mich sogar davon überzeugt, dass eine solche vorhanden ist. Indessen besitzt dieselbe nicht die Form einer so feinen, von dem Inhalt scharf abgesetzten, sich leicht ablösenden Membran, sondern ist dicker und geht allmählich in die leichter quellbare Innenmasse über. An Köpfen, welche 24 Stunden und länger in 10%iger Kochsalzlösung gelegen hatten, stark gequollen waren und nur noch wenig Farbstoff annahmen, sah ich, dass die Rindenschicht ungleichmässig gequollen war und dass von derselben ein schmaler, in langen Spiraltouren sich von vorn nach hinten erstreckender Streifen übrig blieb, welcher sich intensiv färbte und sehr deutlich hervortrat. Hierdurch erhielten die Köpfe ein eigenthümlich geschecktes Aussehen.

Das mattglänzende Verbindungsstück (V, Fig. 1) ist gerade gestreckt, vielleicht ein wenig abgeplattet, grenzt sich von dem Kopfe deutlich ab und erscheint an den frischen Spermatozoën völlig homogen. Auch Jensen fand an demselben keine Struktur, welche an die Zusammensetzung der gleichen Bildung bei anderen Wirbelthieren, z. B. den Säugethieren erinnern könnte. Nur hier und da habe ich an einigen Samenkörpern eine sehr wenig deut-

liche Querschattirung gesehen. Unterwirft man indessen die Spermatozoën einer länger währenden Maceration in Chlornatrium-Lösungen, so tritt eine ähnliche Struktur an dem Verbindungsstück hervor, wie sie von mir z. B. bei manchen Vögeln beschrieben wurde (17, S. 440—442) und wie sie auch von den Säugethieren bekannt ist. Ich sah nämlich, dass an diesem Abschnitte schmale, etwas schräge verlaufende, eng gestellte Querstreifen sehr deutlich wurden, welche auch am Rande bisweilen etwas hervorragten. Diese Querstreifen färbten sich mit Gentianaviolett intensiv, während die hellen, schmalen Zwischenräume nur blass-bläulich tingirt waren (Fig. 2, V). Die Querlinien stehen indessen so enge, dass sie sich nicht mit Bestimmtheit als Spiralbildung erkennen lassen. Ich halte es aber für unzweifelhaft, dass es sich auch hier um eine spiralige Bildung handelt, deren Zwischenräume von einer Zwischensubstanz mit gleichem Brechungsindex ausgefüllt werden, so dass das Verbindungsstück am intakten, frischen Spermatosom homogen und mit glatten Contouren erscheint. Schreitet die Maceration noch weiter vor, so fallen zuerst Stücke der Zwischensubstanz ab, so dass die Spiralbildung deutlicher hervortritt und die Contouren des schmaler werdenden Verbindungsstückes sehr unregelmässig werden (Fig. 3, 4, 5, 6 bei V). Schliesslich bröckelt auch die sich intensiv färbende Masse der Spiralbildung mehr und mehr ab und es wird ein feiner, nur sehr blass sich tingirender Axenfaden sichtbar, welchen Jensen (7) schon gesehen hat (Fig. 3, Af). Ein Endknöpfchen besitzt dieser Axenfaden aber nicht. Bei der Kürze dieser entblössten Stellen des Axenfadens gelang es mir ebenso wenig, wie Jensen, eine weitere Zusammensetzung dieses centralen Fadens nachzuweisen, indessen ist es, wie aus dem Folgenden hervorgehen wird, durchaus wahrscheinlich, dass derselbe eine fibrilläre Struktur besitzt.

An dem hinteren Ende des Verbindungsstückes, noch auf das vordere Ende des Hauptstückes der Geissel übergreifend, findet sich nun an völlig frischen, durch Osmiumsäuredämpfe fixirten Spermatosomen ein länglich cylindrisches Stück Protoplasmas von ziemlich regelmässiger Form, dessen vorderes und hinteres Ende abgestutzt erscheint. Die Länge dieses Protoplasma-Cylinders schwankt zwischen 0,0045—0,009 mm. Diese Masse ist sehr feinkörnig und durchsichtig, so dass man bei mittlerer Einstellung

(besonders in zuvor durch Osmiumsäuredämpfe fixirten Glycerinpräparaten) die von derselben umschlossenen Geisseltheile erkennen kann (Fig. 1, P). Ich traf diesen Plasma-Cylinder fast an allen Spermatosomen sämmtlicher von mir untersuchten Exemplare von Raja an, so dass ich den Eindruck gewann, dass es sich hier um eine constante Bildung handelt. Indessen will ich es doch noch dahingestellt sein lassen, ob diese Bildung einen integrirenden Theil des ausgereiften Spermatosoms bildet oder ob dieselbe einen fernerhin noch verschwindenden Rest des Bildungsplasmas des Verbindungsstückes darstellt und dieser Befund vielleicht mit dem Zustande der Brunst, in welchem sich die von mir untersuchten Thiere befanden, zusammenhängt. Spermatozoën, denen dieser Plasmaanhang fehlte, bewegten sich ebenso lebhaft durch schlagende Einbiegungen der Geissel, als solche, die mit demselben versehen waren. Bei der Bewegung contrahirt sich das Verbindungsstück mit, während der Kopf völlig starr bleibt.

In Macerationen löst sich der Kopf sehr leicht von dem Verbindungsstück ab; bei weiter vorgeschrittener Maceration ist er fast immer von der Geissel getrennt (Fig. 3, 4, 5, 6).

Eine höchst eigenthümliche Struktur besitzt der übrige Geisseltheil, eine Struktur, wie ich sie bis jetzt nur bei Raja angetroffen habe. Untersucht man die Geissel bei starker Vergrösserung, so erkennt man, dass dieselbe regelmässige (c. 20) kleine Erweiterungen zeigt, welche durch Einschnürungen von einander getrennt werden (Fig. 1, G). In der Nähe des Verbindungsstückes besitzt jede Erweiterung eine Länge von 0,0045 bis 0,0054 mm, nach hinten hin verkürzen und verschmälern sie sich, so dass sie gegen das Ende hin kaum noch wahrnehmbar sind. Ein deutlich abgesetztes Endstück habe ich nicht entdecken können. Auf den ersten flüchtigen Blick könnte es scheinen, als ob ein Spiralfaden um einen geraden Faden herumgelegt wäre. Eine genauere Prüfung ergiebt aber, dass hier zwei völlig gleich aussehende Fäden in der Weise um einander gelegt sind, dass beide spiralig um einander verlaufen, wie wenn man zwei Fäden zusammendreht.

Jensen hat diese beiden Geisselfäden bereits erkannt, neigt sich aber der Ansicht zu, dass sich der eine Faden um den anderen, dann gerade verlaufenden in zahlreichen Spiraltouren

herumwände. Wie eine genaue Analyse des mikroskopischen Bildes ergiebt, ist dies aber nicht der Fall.

Werden die Spermatozoën einer längeren Maceration ausgesetzt, so drillen sich die beiden Fäden mehr und mehr von einander ab, so dass die Windungen länger ausgezogen und unregelmässig erscheinen (Fig. 3). Schreitet dieser Prozess der Lockerung noch weiter vor, so trifft man an dem Deckglase häufig die beiden Fäden geradlinig parallel dicht neben einander liegend an (Fig. 4). Flottiren diese parallelen Fäden frei hin und her, so trennen sie sich vorläufig noch nicht von einander, woraus hervorgeht, dass beide durch eine Zwischenmasse noch mit einander vereinigt sind. Erst später, nach länger andauernder Maceration (2—3 Wochen) in 3—5$^0/_0$iger Chlornatriumlösung habe ich häufig gesehen, dass diese beiden Fäden sich auf grössere Strecken völlig von einander getrennt hatten. Die isolirten Fäden schienen mir dann etwas feiner zu sein, so dass ich annehmen möchte, dass dieselben ursprünglich von einer dünnen Hülle umgeben sind, zu welcher jedenfalls auch die die Fäden zusammenhaltende Zwischensubstanz gehört. Jensen scheint ein völliges Auseinandergehen der beiden Fäden nicht beobachtet zu haben. Auch mir fiel auf, dass die vollständige Trennung erst so spät und so schwer erfolgte.

Von diesen isolirten Fäden sah ich nun mehrmals sehr deutlich sich wiederum feinere Fäden ablösen, woraus hervorgeht, dass beide Fäden einen fibrillären Bau besitzen. In Fig. 6 ist z. B. die hintere Hälfte der Geissel in drei Fäden zerlegt, während sich in der Nähe des Verbindungsstückes von dem einen Theilfaden eine feinste Elementarfibrille auf eine kurze Strecke abgehoben hat. Ich machte diese Beobachtung in Präparaten, welche einige Wochen unter dem Deckglase in 3$^0/_0$iger Kochsalzlösung oder in Ranvier'schem Alcohol gelegen hatten.

Die isolirten Fäden treten in das hintere Ende des noch erhaltenen, aber körnig und defekt gewordenen Verbindungsstückes hinein (Fig. 5, 6), in dessen Axenfaden sie sich fortsetzen, so dass es wohl nicht zweifelhaft sein kann, dass auch dieser vorderste Abschnitt der Geissel fibrillär strukturirt ist.

Dieser eigenartige Bau des Geisseltheiles bei Raja lässt sich nur schwer mit den Strukturverhältnissen der Spermatozoën-Geissel der übrigen Vertebraten in Uebereinstimmung bringen.

Jedenfalls sind diese beiden um einander gewickelten Fäden bei Raja einander gleichwerthig und können nicht etwa den von mir bei den Singvögeln nachgewiesenen differenten Fäden (Axenfaden und Spiralsaum, 17) oder etwa, wie Jensen will, dem Axenfaden und der Spiralbildung der Hülle an den Säugethier-Spermatozoën gleichgesetzt werden. Denn die beiden Bildungen (Axenfaden und Spiralbildung) bei den Vögeln und Säugethieren sind einander durchaus nicht gleichwerthig, besitzen vielmehr eine sehr verschiedene Abkunft, Struktur und Funktion. Am wahrscheinlichsten ist mir noch, dass diese beiden Fäden bei Raja den beiden von mir bei vielen Vertebraten nachgewiesenen Fibrillenbündeln des Axenfadens entsprechen. Sehr abweichend wäre dann aber die gegenseitige spiralige Umwickelung der Fäden, da ich bei den anderen Vertebraten feststellen konnte, dass die beiden Fibrillenbündel des Axenfadens stets parallel neben einander verlaufen.

Dieses eine Beispiel zeigt deutlich, wie schwierig es ist, die Morphologie der Spermatozoën genau festzustellen. Nur die Entwickelungsgeschichte könnte hierüber sicheren Aufschluss geben, wenn das Studium der Spermatogenese in diesen Detailfragen nicht ein so äusserst schwieriges wäre und die Untersuchungen auf diesem Gebiete nicht eine so grosse Menge sich widersprechender Ansichten zu Tage gefördert hätten. Jedenfalls kann ich Jensen nicht beistimmen, wenn er sagt (8, S. 730): „Au point de vue de cette formation de la queue en deux cordons, les spermatozoïdes de Raja s'accordent d'une façon remarquable avec les spermatozoïdes de toutes les autres classes de Vertébrés et avec ceux de plusieurs classes d'Invertébrés.“ Ich kann dies um so weniger, als Jensen bekanntlich in der Spermatozoën-Geissel aller Thiere eine Zusammensetzung aus zwei Fäden nachzuweisen sucht, von denen der eine stets spiralig um den anderen, gerade verlaufenden Faden sich herumwinden soll, während meine Untersuchungen mir gezeigt haben, dass der Nachweis zweier in dieser bestimmten Weise angeordneter Fäden sich nur bei sehr wenigen Thieren (z. B. den Singvögeln, 17) führen lässt.

2. Ganoidei.

Die Spermatozoën des Störs sind sehr klein und hinfällig. Ich untersuchte den Inhalt des Hodens frisch gefangener Thiere,

welcher zur Laichzeit fast ganz aus entwickelten Samenkörpern besteht. Der Kopf (Fig. 7, 8, K) ist länglich cylindrisch, nach hinten hin ein wenig bauchig erweitert und hier mit abgerundeten Kanten. Seine Länge beträgt 0,0045 mm, seine Breite 0,0018 mm. Das vordere Ende ist fast halbkugelig gewölbt und setzt sich von dem mittleren Theile des Kopfes durch eine schmale, ein wenig vorspringende, stärker lichtbrechende Kante ab; hierdurch erscheint dieser Theil des Kopfes etwa deckelförmig. Von der Mitte der Wölbung ragt ein sehr kurzes, feines, blasses Spitzchen vor. Mit Alaunkarmin färbt sich (in Deckglas-Trockenpräparaten) nur der Kopf, besonders intensiv der etwas vorspringende Rand, während das blasse Spitzchen ungefärbt bleibt und sich hierdurch deutlich unterscheidet. Ich muss daher diesen Abschnitt als „Spitzenstück" bezeichnen.

An das hintere Ende des Kopfes setzt sich ein fast kugeliges, anscheinend zum grössten Theil aus protoplasmatischer Masse bestehendes Verbindungsstück an, in dessen Innerem ein feiner Axenfaden bei mittlerer Einstellung meist deutlich wird. Dort, wo sich dieser Axenfaden an den Kopf anheftet, tritt oft ein kleines, dunkles Endknöpfchen hervor (Fig. 7, 8, V). In dem hinteren Theile des Verbindungsstückes erkennt man ein grösseres, stärker lichtbrechendes Stück, welches von dem Axenfaden durchsetzt wird; dasselbe färbt sich mit Gentianaviolett ziemlich stark. In Macerationspräparaten trifft man bisweilen Geisseln, von denen der Kopf abgefallen ist und die plasmatische Masse des Verbindungsstückes sich aufgelöst hat. Endknöpfchen, Axenfaden und die hintere Abtheilung des Verbindungsstückes sind dann isolirt (Fig. 9, Ek). Die letztere besitzt eine etwas unregelmässige Form, erscheint aber meist napfförmig mit nach vorne gebildeter Concavität.

Der Geisselfaden, welcher sich an das Verbindungsstück anschliesst, ist sehr fein und c. 0,045 mm lang. An dem hintersten Ende findet sich ein sehr deutlich abgesetztes Endstück von 0,0018—0,0027 mm (Fig. 7, 9, E). Es gelang mir nun, durch Maceration des Spermas in 1—3$^0/_0$iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase noch eine feinere Struktur dieses äusserst feinen Geisselfadens festzustellen. Nach einiger Zeit des Liegens bröckelt nämlich streckenweise von dem Geisselfaden Substanz ab, so dass derselbe merklich dünner wird und einen von der abbröckelnden

Masse ursprünglich allseitig umschlossenen, sehr blassen und sehr feinen Axenfaden hervortreten lässt, als dessen direkte Fortsetzung das Endstück erscheint (Fig. 9, Af). Ist der Axenfaden in dieser Weise von seiner Hülle, die indessen nur sehr dünn ist, völlig befreit, so tritt sehr häufig eine Zweitheilung desselben auf (Fig. 10). Von diesen beiden Fäden lösen sich dann wiederum äusserst feine Fibrillen, bisweilen fast auf die ganze Länge der Geissel hin, ab, so dass schliesslich der Axenfaden in zahlreiche (— 5) feinste Fibrillen zerfallen ist (Fig. 11, 12, 13). Diese Fibrillen zeigen meist noch deutlich eine verschiedene Dicke, so dass man noch eine weitere fibrilläre Zusammensetzung der etwas dickeren Fädchen annehmen kann. Alle Fibrillen erstrecken sich auch hier wieder von Anfang bis zu Ende der Geissel und liegen parallel neben einander. Den Zerfall sah ich schon nach $2^1/_2$-stündiger Maceration unter dem Deckglase auftreten; nach 24 Stunden ist er an den meisten Geisseln nachweisbar.

Die sehr lebhafte Vorwärts-Bewegung dieser Spermatosomen geschieht durch schlagende Einbiegungen der Geissel.

3. Teleostei.

Den Spermatozoën des Störs ähneln die gleichfalls sehr kleinen und zarten Samenkörper der Teleostier ihrer Struktur nach sehr. An denselben lassen sich ein Kopf, ein Verbindungsstück, ein Hauptstück, bei vielen auch ein Endstück und ausserdem noch ein dem Hauptstück ansitzender, zarter Hautsaum unterscheiden.

Besonders ist das Verbindungsstück dem des Störs ganz ähnlich beschaffen. Dasselbe stellt bei allen von mir untersuchten Arten ein kugeliges bis kegelförmiges, oft an der Oberfläche etwas unregelmässig gestaltetes Klümpchen dar, welches dem Kopfe ganz dicht ansitzt, so dass es sich dem Ansehen nach zum Kopfe verhält, etwa wie der Kelch zu einer Blüthenknospe. Oft erkennt man schon an dem frischen Object, besonders aber nach Anwendung einer schwachen Anilinfärbung, dass die Substanz des Verbindungsstückes nicht gleichartig ist, sondern dass sich in demselben verdichtete Theile nachweisen lassen, welche dunkler erscheinen und sich intensiver färben (Fig. 42, 43, 44). Solche differenten Stücke sah ich in der Nähe des Kopfes, dann am Eintritt des Schwanzfadens (Fig. 42) und in der Umgebung des

das Verbindungsstück durchziehenden Axenfadens (Fig. 43, 44 V). Diese Stücke, welche von dem Axenfaden durchzogen werden, sind auch gegen Macerationen resistenter, so dass sie sich nach Auflösung der leicht zerstörbaren übrigen Substanz des Verbindungsstückes isoliren (Fig. 48). Eine Zusammensetzung des Verbindungsstückes aus zwei kleinen Kügelchen, welche nach Jensen (7, S. 16) dicht hinter dem Kopfe neben einander liegen sollen, oder aus jederseits zwei Knöpfchen, die durch einen lichten Zwischenraum getrennt sind, wie es Leydig (13, S. 114) von Gasterosteus angiebt, überhaupt eine Zusammensetzung dieses Abschnittes aus paarigen Stücken habe ich nicht nachweisen können; ich glaube vielmehr, dass diese Bilder nur scheinbare gewesen sind, welche durch die von mir beschriebene Struktur des Verbindungsstückes ihre Erklärung finden. Ist das ganze Verbindungsstück aufgelöst, so liegt der Axenfaden frei. Ich muss übrigens hier schon erwähnen, dass der Axenfaden das Verbindungsstück nicht in der Axe durchsetzt, sondern seitlich schräg gegen den Kopf hinzieht (Fig. 43, 44). Ueberhaupt macht diese ganze Bildung noch einen sehr unfertigen Eindruck und erscheint oft mehr als protoplasmatischer Kopfanhang. Dass die Substanz dieses Verbindungsstückes durch Verdichtung des Protoplasmas des Spermatozocyts entsteht, während der Kopf aus dem Kerne hervorgeht, davon glaube ich mich überzeugt zu haben.

Diesen Geisselabschnitt[1]) habe ich nun bei allen von mir untersuchten Teleostiern an den frisch durch Ormiumsäure fixirten Spermatozoën stets vorgefunden, ich muss ihn mithin für einen constanten Bestandtheil halten, welcher den Spermatosomen aller Teleostier zukommt. Ich glaube daher, dass es sich auch bei den Arten bei genauer Untersuchung wird nachweisen lassen,

---

1) Einmal nahm ich bei Leuciscus an den meisten mit Gentianaviolett gefärbten Samenkörpern unterhalb des Verbindungsstückes einen gleichmässig etwas verdickten Abschnitt von 0,007—0,009 mm Länge wahr, welcher sich auch durch etwas intensivere Färbung vor dem übrigen Theile der Geissel auszeichnete und von letzterem ziemlich deutlich abgegrenzt war. Dieser Abschnitt erinnerte sehr an das längliche Verbindungsstück der Säugethier-Spermatozoën. Da ich diese Beobachtung nur einmal bei Leuciscus machte, muss ich zweifelhaft lassen, ob es sich hier um eine constante Bildung handelt. Jedenfalls aber wollte ich diesen Befund nicht unerwähnt lassen.

bei welchen er von anderen Autoren nicht gefunden wurde. Weil er aber dem Kopfe dicht ansitzt, kann er wohl leicht übersehen werden. Um das Verbindungsstück an diesen Spermatosomen aber stets sehr deutlich nachzuweisen, kann ich folgendes Verfahren empfehlen. Frisch dem Thiere entnommenes Sperma wird über Osmiumsäuredämpfen fixirt und dann mit Gentianaviolett gefärbt. Nachdem das Präparat mit einem Wachsring versehen ist, lässt man es ohne weiteren Zusatz einige Tage liegen. Kopf und Verbindungsstück der durch Osmiumsäure fixirten Spermatosomen färben sich anfangs sehr intensiv, so dass beide schwer von einander abzugrenzen sind und das vordere Ende der Spermatozoën birnförmig erscheint (Fig. 14, 15, 16, 17). Nach einiger Zeit entweicht aber der Farbestoff aus der Substanz des Kopfes und geht in die umgebende Flüssigkeit zurück, so dass der Kopf nach einigen Tagen ganz farblos und hell erscheint. Das Verbindungsstück dagegen (Fig. 46, 47, V) hält die Farbe zurück und hebt sich jetzt durch eine dunkel violette Färbung sehr deutlich ab. Es liegt dann dem Kopfe ganz dicht an und könnte fast den Eindruck machen, als wäre es ein integrirender Bestandtheil des Kopfes selbst.

Das Hauptstück der Geissel ist sehr fein und wird in Glycerinpräparaten so stark aufgehellt, dass man kaum noch etwas davon wahrnimmt. Bei dem Barsch misst es 0,0306 mm, bei Acerina cernua 0,0324 mm und bei dem Hecht c. 0,0414 mm. Mit Gentianaviolett färbt es sich noch ziemlich intensiv. Bei manchen Arten habe ich ein Endstück aufgefunden, welches von dem Hauptstück sehr scharf abgesetzt ist. Bei Gentianafärbung nach vorheriger Fixirung mittelst Osmiumsäuredämpfen tritt es als blasses, feines Fädchen sehr deutlich an jedem Spermatosom hervor; selbst an tingirten Deckglas-Trockenpräparaten ist es noch wahrzunehmen. Von dem Endstück der Säugethiere und Vögel unterscheidet es sich dadurch, dass es nicht gleichmässig dick erscheint, sondern sich von seiner Basis gegen die Spitze hin allmählich sehr fein auszieht; ferner ist es oft unregelmässig wellig hin und her gebogen (Fig. 22, a, b). Das Endstück scheint indessen nicht allen Teleostiern zuzukommen. Sehr schön entwickelt und an jedem Spermatosom nachweisbar fand ich es bei Acerina cernua (Fig. 17, 19, 20, E), Perca fluviatilis (Fig. 21, E), Leuciscus u. a. Die Länge desselben beträgt z. B.

bei dem Barsch 0,0027—0,0036 mm. Dagegen gelang es mir nicht, trotz häufiger Untersuchung, dasselbe bei dem Hechte zu erkennen und glaube ich nicht, dass es hier vorhanden ist. Ebensowenig sah ich es an den Spermatosomen von Zoarces viviparus. Eine Theilung des Endstückes, wie es bei den Säugethieren von mir (18) beobachtet ist, konnte ich hier nicht feststellen.

Bei genauer Untersuchung des Hauptstückes mancher Arten nahm ich nun eine Bildung wahr, welche ich bis jetzt nur bei den Teleostiern gefunden habe. Es ist dies ein sehr zarter und sehr dünner, schmaler häutchenartiger Saum, welcher an der einen Seite des Hauptstückes angeheftet ist. Am besten sieht man ihn, wenn man dem lebenden Thiere entnommenes Sperma nach Fixirung mittelst Osmiumdämpfen mit Gentianaviolett maximal färbt, auf das Deckgläschen einen leichten Druck ausübt, so dass die Spermatozoën gegen dasselbe angedrängt werden und mit einer guten homogenen Immersion bei günstigem Lichte untersucht. An den Spermatozoën, welche sich der Deckglasfläche dicht angelagert haben, ist der blass-bläulich gefärbte Saum dann stets in seiner ganzen Ausdehnung gut zu überblicken. Er beginnt niedrig (Fig. 14, S) unterhalb des Verbindungsstückes, verbreitert sich dann schnell und zieht sich an der Hauptfaser, von gleicher Breite bleibend, nach hinten hin. Gegen sein hinteres Ende tritt wieder eine allmähliche Verschmälerung ein. Umfaltungen von einer Seite zur andern sind nicht selten (Fig. 15, S). Das Endstück bleibt von dem Saume frei (Fig. 17, 21, S, E). Der freie Rand des Saumes erscheint oft ein wenig eingebogen, wie fein eingekerbt (Fig. 14, 15). Sonst tritt dieser Rand aber weiter nicht hervor und ist keine Andeutung einer Randfaser (wie bei den Amphibien) vorhanden. Ueberhaupt macht die ganze Bildung durchaus den Eindruck einer homogenen, zarten, protoplasmatischen Bildung. Es ist bei der Kleinheit dieser Bildung natürlich völlig unmöglich, die Frage zu entscheiden, ob dieser Saum contraktil ist. Ich halte dies indessen nicht für wahrscheinlich, da demselben der Randfaden fehlt, in welchem ich an dem undulirenden Saum der Samenkörper der Amphibien den eigentlichen Motor des undulirenden Apparates erkannt habe. Ich glaube vielmehr, dass dieser Saum nur dazu dient, die Fläche des contraktilen Geisselfadens zu vergrössern, um in der Geissel ein um so energischer fortbewegendes Ruder zu erhalten. Hierdurch

erklärt sich auch wohl zum Theil die ausserordentlich schnelle, zitternd-hüpfende Bewegung der Spermatozoën der Teleostier.

Dieser zarte Hautsaum ist nun, je nach der Art, verschieden ausgebildet, ja er kann ganz fehlen. Am schönsten entwickelt fand ich ihn an den Spermatosomen des Hechts, wo er zwei- bis dreimal so breit ist als der Hauptfaden der Geissel. Da hier ein Endstück fehlt, erstreckt er sich, allmählich schmäler werdend, bis in die Nähe der hinteren Spitze (Fig. 14, 15, S). Besonders deutlich wird der Saum, wenn er sich, wie es bisweilen vorkommt, von der Geissel ein wenig abgelöst hat (Fig. 16, S). Weitere Einzelheiten treten aber auch dann an dem Saume nicht hervor. Schwer wahrnehmbar und sehr schmal ist dieser Hautsaum dagegen bei Perca fluviatilis (Fig. 21), in der Mitte steht in dieser Beziehung Acerina cernua (Fig. 17). Völlig vermisst habe ich ihn bei Zoarces; wir werden aber sehen, dass hier die Geissel schon an sich ein wenig abgeplattet ist.

In Folge ihrer Zartheit ist diese Bildung natürlich sehr hinfällig, sie geht daher sehr bald zu Grunde, wenn das Sperma innerhalb oder ausserhalb des Thieres nur kurze Zeit macerirt. Untersuchung des frischen Objectes, Fixirung durch Osmiumsäure und Färbung mit einer intensiv färbenden Anilinfarbe sind für den Nachweis durchaus erforderlich. Dieser Saum ist denn auch das Erste, was sich an der Geissel bei beginnender Maceration in dünnen Kochsalzlösungen auflöst; schon nach einer 1—3stündigen Maceration ist er nur noch an den wenigsten Spermatosomen zu erkennen. Der Auflösungsprocess giebt dabei keinen weiteren Aufschluss über eine Struktur des Saumes, vor Allem werden bei dem Zerfalle desselben niemals Fibrillen sichtbar.

Uebrigens scheint Leydig an den Samenelementen von Gasterosteus aculeatus schon etwas von diesem Saume gesehen zu haben, wie aus der folgenden Bemerkung hervorgeht (13, S. 115: „Bei Anwendung sehr starker Vergrösserung und nach Einwirkung von doppelchromsaurem Kali meine ich an dem äusserst zarten Schwanzfaden etwas von einem Hautsaum zu entdecken.“

Ist der Saum durch Maceration aufgelöst, so beginnt eine weitere Veränderung an dem Geisselfaden. Zunächst verschwindet die Masse des Verbindungsstückes, so dass der Axenfaden auf dieser Strecke freigelegt wird. Aber auch an dem noch ziemlich intensiv sich färbenden Hauptstück treten Stellen auf,

an denen die gefärbte Masse abgebröckelt ist, so dass auch hier ein feiner, blass gefärbter Axenfaden zu Tage tritt (Fig. 20, Af, Af). Schliesslich bleibt nur der letztere als sehr feiner und sehr blasser Faden übrig, welcher vorne gewöhnlich noch mit dem Kopfe zusammenhängt und hinten unmittelbar in das Endstück übergeht (Fig. 23). Hieraus folgt, dass die Geissel von einem als Endstück frei hervortretenden Axenfaden und einer denselben umgebenden Hülle gebildet wird, welche letztere in die differenten Abschnitte des Verbindungsstückes und des Hauptstückes zerfällt. Der Hülle dieses letzteren Abschnittes gehört der zarte Hautsaum an, was schon daraus hervorgeht, dass derselbe sich nicht auf das Endstück erstreckt. Wahrscheinlich sind Hülle und Saum protoplasmatischen Ursprunges. Es ergiebt sich also bei den Teleostiern im Wesentlichen die gleiche Struktur, wie sie A. v. Brunn (19) in der Spermatosomen-Geissel der Säugethiere nachgewiesen hat.

Wie bei vielen anderen Thieren fand ich auch in dem Axenfaden bei den Teleostiern noch eine feinere, und zwar fibrilläre Struktur. Am besten habe ich dies bei dem Hechte nachweisen können. Lässt man frisches, mit 0,75$^{0}/_{0}$iger Kochsalzlösung verdünntes Sperma vom Hecht einige Stunden unter dem Deckglase liegen und färbt dann vorsichtig mit Gentianaviolett, so trifft man unter den Spermatozoën, deren Geisseln noch intensiv gefärbt sind, stellenweise auch solche, welche dadurch auffallen, dass sich an den dunkel tingirten Kopf ein äusserst feiner, blasser Faden ansetzt. Untersucht man diesen isolirten Axenfaden nun genauer, so sieht man, dass derselbe hier und da auf Strecken in zwei feinste Fäden auseinandergeht (Fig. 28). Nicht selten fand ich die beiden Fäden von Anfang bis zu Ende von einander getrennt und dann gewöhnlich parallel dicht neben einander verlaufend (Fig. 30). Einigemale traf ich auch Bilder an, wie in Fig. 29 gezeichnet, wo die Theilfäden in mehr weniger regelmässigen Abständen auf kleinere Strecken auseinander gewichen waren, so dass die Geissel fast perlschnurartig aussah. Präparate, wie in Fig. 31 und 32 dargestellt, in denen eine weitere Entfernung der Fäden von einander auf grössere Strecken stattgefunden hat, werden schon weniger häufig beobachtet. Durchaus nicht selten sah ich nun (Fig. 31, 32), dass der eine oder der andere dieser feinen Fäden, besonders am hinteren Ende, wiederum sich theilte, so dass im Ganzen eine Spaltung in vier Fibrillen constatirt werden

konnte. Diese Fibrillen sind aber schon so überaus fein und zart, selbst bei Anwendung stärkster Färbung, dass sie an der äussersten Grenze der Wahrnehmung liegen und ihr Erkennen schärfste Beobachtung erfordert. Hauptbedingung ist wiederum, dass die Fibrillen sich in einem von Verunreinigungen freien Präparat dicht der Deckglasfläche angelegt haben; sonst ist es völlig unmöglich, sie wahrzunehmen. Aehnliches habe ich bei Perca (Fig. 23) und Leuciscus gesehen, nur dass hier der Axenfaden schwerer zu isoliren und zu zerlegen ist.

Etwas anders strukturirt finde ich die Spermatosomen-Geissel von Zoarces viviparus. Fertigt man von frischem, durch Osmiumsäuredämpfe fixirtem Material Deckglas-Trockenpräparate an und tingirt dieselben mit Gentianaviolett, so sieht man bei genauerer Untersuchung mit homogener Immersion bei guter Beleuchtung, dass jede Geissel in ihrem Hauptstück aus zwei parallel dicht neben einander liegenden, ganz gleich aussehenden Fäden gebildet wird. An den Umfaltungsstellen der Geissel ist eine deutliche Verschmälerung mit etwas stärkerer Färbung zu bemerken, woraus hervorgeht, dass die Geissel etwas abgeplattet ist. Diese Fäden besitzen meist gleiche Länge, bisweilen hört aber der eine etwas früher auf als der andere. Schon in diesen Trockenpräparaten sieht man nicht selten, dass diese Fäden sich von einander trennen. Viel allgemeiner und sehr leicht tritt diese Erscheinung aber bei Maceration der Spermatosomen in 0,75$^0/_0$iger Kochsalzlösung auf. An den meisten Geisseln erfolgt dann nach kurzer Zeit eine Trennung der beiden Fasern (Fig. 25), bisweilen auf die ganze Länge der Geissel hin, so dass dem Kopfe zwei ganz gleiche Fäden anhängen (Fig. 26). Häufig rollen sich die freien Enden dieser Fäden zu zwei gleich grossen, kreisförmigen Oesen zusammen (Fig. 24). Durchaus nicht selten habe ich nun gesehen, dass auch jeder dieser Fäden sich, wie bei dem Hechte, wiederum in zwei äusserst feine Fibrillen, besonders an den Enden, zerlegte (Fig. 27). Bevor diese weitere Zerspaltung eintrat, schien es mir, als ob die Fäden etwas dünner würden, so dass man annehmen kann, dass jeder Faden noch von einer dünnen Hülle umgeben ist. Dieser Hülle gehört jedenfalls auch die Zwischensubstanz an, welche die beiden Fäden ursprünglich mit einander verbindet.

Es bliebe noch die Form und Struktur des Spermatosomen-Kopfes der Teleostier zu besprechen übrig, über welche ich nur

wenige, aber bestimmte Angaben machen kann. Denn einer feineren Untersuchung steht die grosse Kleinheit dieser Gebilde bei den von mir untersuchten Arten sehr hinderlich entgegen. Der Durchmesser des Spermatosomenkopfes vom Hecht z. B. beträgt knapp 0,0022 mm, bei Perca und Acerina ist derselbe noch etwas kleiner, ein wenig grösser dagegen bei dem Karpfen. Auch die starke Lichtbrechung der Köpfe und ihre grosse Quellbarkeit wirken störend. Besonders muss man sich bei der Untersuchung hüten, stärkere Kochsalzlösungen in Anwendung zu bringen, weil dadurch sehr schnell eine Quellung und Auflösung des Kopfes zu einer schleimigen Masse erfolgt, wie schon Mischer (11) gezeigt hat.

Auf den ersten Blick erscheinen diese kleinen Gebilde nun rein kugelförmig. Eine genauere Untersuchung mit stärkster Vergrösserung lehrt indessen, dass die Kugelgestalt keine vollkommene ist. Auf der einen Seite des Kopfes befindet sich nämlich ein dellenartiger, bis etwa auf ein Viertel der Kugeloberfläche sich erstreckender Eindruck, welcher deutlich hervortritt, wenn die Köpfe sich seitlich stellen (Fig. 18, 21, 47). Ist dieser Eindruck dagegen nach unten gerichtet, so erscheint die Begrenzung des Kopfes kreisförmig und das Gebilde bei oberflächlicher Einstellung kugelig. Gegen diesen Eindruck hin und in denselben hinein erstreckt sich nun das Verbindungsstück, so dass diese Vertiefung von demselben ausgefüllt wird (Fig. 18, 21, 44, 47). Diese Delle ist sehr ausgeprägt bei Perca und Acerina; bei dem Hecht und dem Karpfen ist sie weniger deutlich, so dass hier die Kugelgestalt eine vollkommnere wird. Anders ist die Gestalt des Kopfes bei Zoarces viviparus. Dieselbe erweist sich hier mehr scheibenförmig. Die eine Fläche dieser kleinen Scheibe ist convex, die andere Fläche hingegen conkav; jedoch zieht sich hier die Masse des Verbindungsstückes nicht in die Delle hinein, sondern heftet sich an den Rand der Scheibe an. Fig. 49 und 50 stellen den Kopf in Kantenansicht dar. In Fig. 51 blickt man auf die convexe Fläche der Scheibe, in Fig. 52 liegt die Conkavität nach oben. Hierdurch ähneln die Köpfe der napfförmigen Gestalt, welche die rothen Blutkörperchen der Säugethiere bisweilen anzunehmen pflegen.

An den Köpfen vom Hecht, Barsch, Acerina u. a. erkannte ich nun einen kleinen, hellen, deutlich abgesetzten, kreisrunden

Fleck, welcher meist gegen den Rand hin liegt, immer aber sich in der Nähe des Verbindungsstückes befindet. Diesen Fleck, welcher sich wie eine kleine Oeffnung ausnimmt, sehe ich auch in durch Osmiumsäuredämpfe fixirten, in verdünntem Glycerin aufbewahrten Präparaten fast an jedem Kopfe (Fig. 35). In ungefärbten Präparaten, welche nur wenige Stunden in physiologischer Kochsalzlösung gelegen hatten, nahm ich ferner an Köpfen, welche durch Quellung schon mehr kugelig geworden waren und keine Geissel mehr besassen, innerhalb des kreisrunden, hellglänzenden Fleckes einen dunklen Punkt wahr, welcher zu einem kurzen, feinen Stiftchen wurde, wenn der Kopf sich so legte, dass der helle Kreis sich ganz am Rande befand (Fig. 36, 37). Bei dieser Lage erscheint der Kreis dann in der That als scharf umschriebene Oeffnung.

Fixirt man frisches Sperma durch Osmiumsäuredämpfe, fertigt von diesem Materiale Deckglas-Trockenpräparate an und färbt mit verschiedenen Anilinfarben, z. B. Victoriagrün, Gentianaviolett, Bismarckbraun u. s. w., so färbt sich der Kopf und meist auch das Verbindungsstück in den entsprechenden Farben sehr intensiv, von der hellen Oeffnung ist aber Nichts mehr zu sehen. Nimmt man aber Anilinfarben, welche die Köpfe nicht färben, z. B. Congoroth [1]) oder wässeriges Anilinblau [2]), so findet sich in jedem der hell gebliebenen Köpfe ein sehr intensiv gefärbter, scharf hervortretender Punkt, der auch meist wieder in der Nähe des Kopfrandes liegt. Dieser Punkt ist kleiner, als der beschriebene kreisförmige Fleck, aber viel dicker, als das erwähnte feine Stiftchen.

Diese Befunde, über deren Bedeutung ich längere Zeit keine rechte Klarheit gewinnen konnte, finden ihre Erklärung, wenn man durch Osmiumsäure fixirtes Sperma einer schwachen Gentianafärbung aussetzt. Der Kopf färbt sich dann nur wenig, während das Verbindungsstück, besonders die consistenteren Theile desselben, eine intensivere Färbung annehmen (Fig. 42, 43, 44, V). Man erkennt dann in dem dellenförmigen Eindruck einen genau

---

1) Die Anilinfarbstoffe wurden von der Aktiengesellschaft für Anilin-Fabrikation, Berlin SO, bezogen.

2) Die Präparate hatten lange Zeit in gefärbtem Zustande in Canadabalsam gelegen, bevor sie untersucht wurden.

eben so grossen und ebenso intensiv gefärbten Punkt, wie er an den Trockenpräparaten gefunden wurde (Fig. 41—45). Bei gewisser Einstellung erscheint dieser Punkt von einem schmalen, helleren Hofe umgeben, welcher denselben Durchmesser besitzt, wie der oben beschriebene helle Kreis (Fig. 41, 42). Dieser Punkt liegt stets dicht an dem Verbindungsstück und oberhalb desselben. Es gelang mir häufig, besonders bei dem Barsche (Fig. 45), einen feinen, dunkel gefärbten Verbindungsfaden von demselben nach dem Verbindungsstück hinziehen zu sehen. Dass dieser Punkt sich innerhalb des peripheren Theiles des Kopfes selbst befindet, geht aus der Kantenansicht dieser Köpfe hervor (Fig. 43, 44). Man sieht den Punkt dann innerhalb des Kopfes dem vordern Ende des intensiv gefärbten Theiles des Verbindungsstückes anliegen, von dessen anderem Ende die Geissel abgeht. Dies wird noch deutlicher an solchen Spermatosomen, welche nach Fixirung und maximaler Färbung durch Gentianaviolett unter dem Deckglase 2—3 Tage gelegen haben. Der Kopf hat dann den Farbstoff wieder vollständig abgegeben, bis auf den besagten Punkt, welcher hier wieder so scharf hervortritt, wie an den mit Congoroth gefärbten Deckglas-Trockenpräparaten (Fig. 46, 47).

Ich vermuthete nun sogleich, dass dieser Punkt ein besonders stark entwickeltes Endknöpfchen des Axenfadens darstelle. Die Bestätigung hierfür erhielt ich schon in den in gleicher Weise behandelten frischen Präparaten. Ich fand nämlich bisweilen Geisseln, welche des Kopfes und des grössten Theiles des Verbindungsstückes bereits verlustig gegangen waren; von dem letzteren war dann, ähnlich wie bei dem Stör angegeben, nur noch ein kleiner napfartiger, intensiv gefärbter Rest übrig geblieben (Fig. 48). Aus der Conkavität desselben ragte nun ein feiner, kurzer Faden, der Axenfaden, hervor, welcher an seinem Ende ein dickes, rundliches, intensiv tingirtes Endknöpfchen (Ek) trug, von genau derselben Grösse, wie der oben beschriebene Punkt. An Spermatozoën, z. B. vom Hecht, welche kurze Zeit in 0,75$^0/_0$iger Kochsalzlösung macerirt hatten, dann mit Gentianaviolett gefärbt waren und sodann wieder einige Stunden unter dem Deckglas gelegen hatten, konnte ich noch genauer die Befestigung dieses Endknöpfchens mit seinem entblössten Axenfaden im Kopfe feststellen. Der durch Quellung etwas veränderte Kopf war hier wieder fast farblos

geworden und zeigte in seinem Inneren das allein intensiv gefärbte Endknöpfchen, von welchem der von seiner Umhüllung vollständig befreite und oft faserig zerfallene Axenfaden ausging (Fig. 33). Einige Male sah ich auch deutlich an dem Rande des Kopfes den kleinen halbkreisförmigen Ausschnitt, aus welchem das Endknöpfchen bereits herausgerückt war (Fig. 34, Ek).

Bei Zoarces viviparus habe ich diese Verhältnisse nicht beobachtet.

Aus dem Mitgetheilten folgt, dass sich die Geissel vermittelst des Endknöpfchens ihres Axenfadens seitlich am Kopfe inserirt. Die Insertionsstelle liegt in der von mir beschriebenen Vertiefung des Kopfes. Im Grunde dieser Vertiefung befindet sich eine kreisförmige Oeffnung, durch welche hindurch das Endknöpfchen in die Rindenschicht des Kopfes eingelassen ist. Dass das Knöpfchen hier noch von einer besonderen, differenten Substanz, vielleicht einer Art Kittsubstanz umgeben ist, welche als heller Hof (siehe oben) sichtbar wird, ist wohl anzunehmen. Das Endknöpfchen besitzt am frischen ungefärbten Spermatosom gleiches Lichtbrechungsvermögen mit dem Kopfe und ist daher so ohne weiteres nicht zu sehen. An frischen Spermatosomen, die das Verbindungsstück verloren haben, bricht der Axenfaden bisweilen oberhalb des consistenteren Theiles des Verbindungsstückes ab und erscheint dann in Gestalt des oben beschriebenen feinen Stiftchens in der hellen Oeffnung.

Diese Verhältnisse, deren Eruirung einige Mühe verursacht, stehen jedenfalls im Zusammenhange mit den Beobachtungen, welche Miescher (11) in Betreff der Struktur des Spermatozoën-Kopfes der Teleostier gemacht hat. Miescher hat besonders die Spermatozoën des Lachses untersucht, welche sich durch ihre Grösse und durch ihre etwas abgeplattete Gestalt als besonders geeignet erwiesen. Bei Färbung der frischen Spermatosomen mit verdünnter weingeistiger Cyaninlösung sah dieser Beobachter, dass an den Köpfen ein schwach lichtbrechender, farblos gebliebener Innenraum sich mit scharfem Contour gegen eine dicke, mehr oder weniger blau gefärbte Hülle abgrenzt. Dieser helle Innenraum hat eine ziemlich centrale Lage und giebt seine Form die des ganzen Kopfes ungefähr wieder. Dieser Innenraum soll nun nach Miescher durch mehrstündige Einwirkung von Goldchlorid ($^1/_2$ $^0/_0$) und nachfolgendem Lichtzutritt noch weitere Details

bald mehr, bald minder deutlich erkennen lassen. Während die Hülle bei dieser Behandlung völlig farblos bleibt, wird der Innenraum intensiv gelb gefärbt. Innerhalb des letzteren soll sich nun ein eigenthümliches, gleichfalls farblos gebliebenes gerades Stäbchen abheben, das, etwas zugespitzt, an der Basis des Innenraumes, genau gegenüber der Insertion des Schwanzes, beginnt, in der Richtung der Längsaxe des Kopfes drei Viertheile der Länge des Innenraumes durchsetzt und schliesslich stumpf endigt. Bei Untersuchung mit einem guten starken Systeme soll man an der Stelle, wo das Stäbchen entspringt, eine die Wand durchsetzende, sehr zarte Linie erkennen. Miescher deutet dieselbe als den Ausdruck eines mit schwächer lichtbrechender Substanz angefüllten, sehr feinen Kanales in der Kapselwand, durch welchen irgend eine Art von Continuität zwischen dem Mittelstück und dem Centralstäbchen hergestellt wird und nennt diesen Canal Mikroporus. An dieser Stelle sieht man nach Miescher bei Zusatz von Kochsalzlösung im Beginne der Einwirkung derselben nicht selten die erblasste Hülle durchsetzt von einem feinen, nunmehr relativ stärker lichtbrechenden Faden, der sich vom Mittelstück aus ins Innere begiebt. Auch an den Spermatozoën-Köpfen des Karpfen und Hechtes soll die dicke Kapsel, der durch Goldchlorid gelb werdende, schwach lichtbrechende Innenraum und das stärker lichtbrechende, hier deutlich kolbige Centralstäbchen leicht zu unterscheiden sein.

Leider hatte ich keine Gelegenheit, die Spermatozoën vom Lachs untersuchen zu können. Ich habe aber Aehnliches, wie Miescher, an den Köpfen von Clupea harengus gesehen. Dieselben besitzen ungefähr die Gestalt der Spermatozoën-Köpfe des Lachses, sind ein wenig abgeplattet und spatenförmig (Fig. 53, a, b, c). An den frischen Samenkörpern und auch an Glycerin-Präparaten von durch Osmiumsäure fixirtem Material sieht man bei der Flächenansicht eine stark lichtbrechende, dunklere periphere Schicht, welche sich sehr deutlich von einem hellglänzenden länglichen Innenraum abhebt und denselben hufeisenförmig umgiebt. Ein feiner Mikroporus ist aber nicht vorhanden, vielmehr scheint sich der Innenraum weit gegen das Verbindungsstück hin zu öffnen (Fig. 53, a). Auch auf dem optischen Querschnitt ist dieser helle Raum als rings umgebener heller Fleck deutlich wahrzunehmen (Fig. 53, b). Ob hier wirklich eine „Innensubstanz“ vor-

liegt, vermag ich nicht zu sagen, da die Spermatozoënköpfe von Clupea zu klein sind, um eine sichere Entscheidung zu treffen. Wahrscheinlich ist es mir, dass es sich hier um eine wohl röhrenförmig vertiefte Delle handelt, in welche der Axenfaden der Geissel eingelassen ist, vielleicht befestigt durch eine die Röhre ausfüllende Masse. Wenigstens habe ich an Köpfen, von welchen die Geissel abgefallen war, deutlich gesehen, dass hier eine weite, rundliche Oeffnung besteht, vermittelst welcher sich der hell erscheinende Raum gegen das Verbindungsstück hin öffnet; nach den beiden Flächen des Kopfes hin ist die die Oeffnung abschliessende Wandung sehr dünn. Quellen die Köpfe, so werden sie rundlich und die Brechungsdifferenzen verschwinden (Fig. 53, d). Es wäre sehr erwünscht, wenn die Miescher'schen Beobachtungen an dem für diese Untersuchung anscheinend besonders geeigneten Object der Lachs-Spermatozoën mit homogener Immersion noch einmal genau nachgeprüft würden.

Was die Mittheilungen Miescher's über die Struktur der Spermatozoënköpfe des Karpfens und Hechtes betrifft, so erklären sich dieselben durch meine obigen Mittheilungen. Der „Innenraum“ Miescher's ist ohne Zweifel die helle, kreisförmige, von mir beschriebene Oeffnung, sein „Centralstäbchen“ ist der vorderste Theil des Axenfadens.

Allerdings habe ich auch Anhaltspunkte dafür, dass die periphere Schicht des Kopfes zu einer etwas von dem Inneren differenten Rindenschicht verdichtet ist. Ich sah nämlich bei beginnender Quellung der Köpfe nach Anwendung von Anilinfärbung, dass das Innere des Kopfes zuerst in Quellung ging; dasselbe schien dann durch die beschriebene Oeffnung, dieselbe erweiternd, hervorzudringen (Fig. 38, 39, 40). Die periphere Schicht blieb dann anfangs noch ungequollen und färbte sich noch intensiv. Auch eine Beobachtung, welche ich an den Spermatozoën von Cyclopterus lumpus machte, gehört wohl hierher. Ich sah nämlich an Glycerinpräparaten, die allerdings von nicht mehr ganz frischem Materiale nach vorausgegangener Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe gewonnen waren, dass die Köpfe eigenthümlich gescheckt erschienen. Dieses Aussehen wurde wohl dadurch hervorgerufen, dass Theile der Rindenschicht dunkler gefärbt sind und sich von einem heller gebliebenen Inhalte deutlich abgrenzen. Jedenfalls deckt sich aber diese Innensubstanz nicht

mit dem, was Miescher bei dem Hechte als „Innenraum“ beschrieben hat.

Auch Leydig berichtet bereits (13, S. 114) bei Tinca von einem lichten Innenraume, zu dem sich die übrige Substanz des Kopfes wie eine Rinde verhält. Ausserdem erwähnt Leydig (13, S. 114) auch schon, wie ich sehe, einen „glänzenden Punkt“, der der Gegend, wo der Faden abgeht, angehört. Diesem Beobachter scheint indessen der glänzende Punkt „ein knopfartiges Gebilde am Gipfel“ zu sein.

Erwähnen will ich noch, dass ich bisweilen, z. B. bei Scardinius und Leuciscus Köpfe antraf, welche fast noch einmal so gross, als die übrigen waren; ob es sich hier um „Riesenspermatozoën“ handelt, lasse ich indessen noch dahin gestellt (vgl. 20, S. 388 u. 17, S. 451).

B. Amphibien.

1. Anure Amphibien.

Mit den anuren Amphibien habe ich insofern nicht Glück gehabt, als ich die Paarungszeit dieser Thiere, welche ja nur kurze Zeit währt, stets habe verpassen müssen, da ich zu dieser Zeit gerade durch andere Arbeiten in Anspruch genommen war. Am meisten bedaure ich dies für die Bufonen, welche allerdings erst vor Kurzem von v. la Valette St. George untersucht worden sind; indessen glaube ich, dass sich auch hier noch feinere Strukturen werden nachweisen lassen.

Ich kann nur einige Mittheilungen über Alytes obstetricans und Pelobates fuscus machen.

Die Samenkörper von Alytes gleichen durchaus denjenigen der Bufonen, wie sie von Jensen (7) und von v. la Valette St. George (20) beschrieben sind. Auch ich muss, in Uebereinstimmung mit dem letzteren Forscher und im Widerspruch mit Leydig (21, Tafel V, Fig. 47, 48, 49 u. 13, S. 110, Tafel VIII, Fig. 87) zunächst feststellen, dass die eigentliche Hauptfaser sehr zurückgebildet ist und sehr fein und fast gerade erscheint; gegen das Ende hin verjüngt sie sich allmählich, auch färbt sie sich mit Gentianaviolett nur blassviolett. Der Randfaden, welcher den entgegengesetzten Rand der breiten, schön entwickelten, sich

deutlich färbenden Membran darstellt, ist wesentlich dicker, krausenförmig hin und her gebogen und färbt sich mit Anilinfarben ziemlich intensiv. Gegen das hintere Ende verschmälert sich die Membran; hier gehen die beiden Fasern in einander über, doch so, dass die eigentliche Fortsetzung der Geissel von dem dickeren Randfaden gebildet wird. Ob sich auch die am Ende sehr dünne Hauptfaser, vereint mit der Randfaser, noch bis in die äusserste Geisselspitze erstreckt, vermochte ich nicht zu entscheiden.

Wie v. la Valette St. George und Jensen bei den Bufonen beobachtet haben, sah ich auch bei Alytes eine vollständige Trennung der beiden Fäden nach Verletzung oder theilweisem Schwund der Membran in Folge von Macerationswirkung.

Der Deutung indessen, welche v. la Valette St. George dieser eigenartigen Geisselbildung der Bufonen gegeben hat, kann ich nicht ganz beistimmen. v. la Valette St. George (20, S. 390) sagt nämlich: „Was Leydig über den Schwanz der Samenkörper der Kröten sagt, ist eben so wenig zutreffend, wie seine Zeichnung der Natur entsprechend. Er hat allerdings die von mir früher übersehene äusserst dünne Protoplasmaschicht zwischen den beiden Randfäden richtig erkannt, meint jedoch, sie durchaus mit den Flossen der Urodelen identificiren zu müssen und bildet demnach auch den geraden Faden als directe Fortsetzung des Körpers dicker ab. Es handelt sich aber in diesem Falle nicht um einen Faden, an welchem ein Flossensaum sitzt, sondern der ganze Schwanz bildet die Flosse, von zwei Randfäden begrenzt, deren längerer, stärker gebogener Faden dicker erscheint, als der kürzere, gestrecktere.“

Meiner Ansicht nach ist Leydig vollständig im Rechte, wenn er diese beiden Geisselbildungen einander gleichsetzt. Denn ich halte es für unzweifelhaft, dass die gerade, feinere Faser der Spermatosomen der Bufonen und von Alytes der Hauptfaser bei den Urodelen entspricht, nur ist sie hier sehr wenig zur Entwickelung gekommen und tritt gegen die Randfaser in den Hintergrund, während bei den Urodelen die Hauptfaser eine sehr starke Ausbildung erfahren hat. Ich habe daher auch die Ueberzeugung, dass sich gleichfalls bei den Bufonen bei genauer Untersuchung an der geraden Faser ein von einer Hülle umgebener Axenfaden und in der Randfaser eine fibrilläre Zusammensetzung wird nachweisen lassen, wie ich es von den Urodelen alsbald schildern werde.

Auch kann ich der Bemerkung, welche v. la Valette St. George über die Bewegung dieser Körper gemacht hat, nicht die Bedeutung beimessen, welche dieser Autor derselben beizulegen scheint. v. la Valette St. George meint nämlich (20, S. 391): „Auch ist, wie jeder unbefangene Beobachter zugeben muss, die Bewegung der Schwanzflossen bei den Kröten sehr verschieden von der des undulirenden Flossensaumes der Urodelen, da bei jenen sich die Schwingung über die ganze Flosse ausdehnt, bei diesen im Flossensaum ganz besonders zum Ausdruck kommt".

Ich sah nämlich bei verlangsamter Bewegung der Spermatosomen bei Alytes, dass sich nur der Randfaden wellenförmig contrahirte und die Wellen sich von hier aus auf die Membran fortpflanzten, so dass zarte Faltungen derselben entstanden; die feine Hauptfaser dagegen blieb völlig bewegungslos. Ich muss daher die Randfaser für den eigentlich contraktilen Bestandtheil der Geissel erklären. Sind die Bewegungen des Randfadens noch lebhaft und folgen sich schnell auf einander, so wird auch der Hauptfaden der Geissel passiv bewegt werden und die wellenförmigen Schwingungen mitmachen müssen; dann lassen sich natürlich nicht mehr bestimmte Beobachtungen darüber anstellen, von welchem Theil die Contraktionen ausgehen. Ich sehe daher, wie v. la Valette St. George will, durchaus keine grosse Verschiedenheit in dem Bewegungsmodus dieser Spermatosomen und derer der Urodelen; bei den letzteren ist nur die immobile Hauptfaser zu dick und zu starr, um die von dem hier relativ schwachen Randfaden ausgehenden Wellen passiv mitmachen zu können.

Das vorderste Ende der beiden hier zusammentretenden Fäden fand ich bei Alytes umhüllt von einem kleinen, ein wenig länglichen, sonst cylindrischen Verbindungsstücke, dessen Oberfläche uneben und rauh erschien. Zwei neben einander verlaufende „dickere kurze Stränge", wie v. la Valette St. George sie bei den Bufonen beschreibt und abbildet (20, S. 388, Tafel XIV Fig. 3, 4, 8), habe ich hier nicht gesehen, vermuthe auch, dass sie als solche nicht vorhanden sind und nur den optischen Längschnitt des Verbindungsstückes darstellen, welches einen von den Fäden in der Axe durchsetzten Hohlcylinder bildet.

An den Köpfen hebt sich stets ein feineres, sich blass

violett färbendes, nicht gerade kurzes „Spitzenstück" ab. An Köpfen, welche nach kurzer Maceration in 0,6%iger Kochsalzlösung zu einer länglichen, gleichmässigen, sich matt färbenden Masse gequollen waren, sah ich, wie auch schon Leydig, eine feine, scharf hervortretende bis in die Nähe der Geissel sich erstreckende Linie auftreten, welche mit dem nicht quellenden Spitzenstück in Verbindung zu stehen schien. Ueber die Bedeutung dieser Linie habe ich keine rechte Klarheit gewinnen können; vielleicht stellt sie (ähnlich wie bei den Urodelen) eine Fortsetzung des Spitzenstückes dar. Auch sah ich an den Köpfen bisweilen leichte Einkerbungen und Vakuolenbildung[1]) im Innern auftreten.

Im Uebrigen muss ich bemerken, dass ich von Alytes nur wenige Männchen untersuchen konnte, deren Eischnüre schon ziemlich weit entwickelte Embryonen aufwiesen. Ich fand daher in den Ausführungsgängen des Hodens nur noch sehr wenige Spermatozoën vor, so dass dieses Material für feinere Untersuchungen nicht geeignet war.

Hiervon sehr abweichend gestaltet sind die Samenkörper von Pelobates fuscus, wie schon R. Wagner und R. Leuckart (4, 9), Spengel (22) und Leydig (21) bekannt war. Dieselben bestehen aus einem spiralig gewundenen, sonst cylindrischen Kopfe und einer Geissel. Ein Verbindungsstück habe ich nicht wahrnehmen können, obwohl ich besonders darauf geachtet habe. Ich glaube daher, dass ein solches hier fehlt. Ich konnte den Hodeninhalt mehrerer Männchen, welche ich aus der Umgegend von Berlin erhielt, untersuchen und habe darin noch zahlreiche Spermatozoën angetroffen, welche sich lebhaft bewegten und welche ich daher für vollkommen ausgebildet halten musste.

Der Kopf (Fig. 54) zeigt etwa 12—14 Spiralwindungen, welche in der Mitte am schmalsten sind und nach hinten hin allmählich etwas breiter werden. Die vordersten $2^1/_2$—$3^1/_2$ Windungen sind am weitesten und werden von einer sehr feinen, hellglänzenden, zarten Fortsetzung des Kopfes gebildet. Während sich nun der hinterste Theil des Kopfes mit Anilinfarben und

---

1) Auch Leydig (21) sah nach Anwendung sehr verdünnter chromsaurer Lösung im Innern eine Art Sonderung durch Vakuolenbildung eintreten.

(in Deckglas-Trockenpräparaten) mit Alaunkarmin intensiv färbt, bleibt dieser vordere Abschnitt ungefärbt. Auch quillt der letztere nicht bei Einwirkung von Reagentien, während der hintere Theil sehr leicht in eine von hinten nach vorne vorschreitende Quellung geht. Ich muss daher diese vorderen Windungen wieder als „Spitzenstück" bezeichnen und dem Spitzenstück z. B. bei Raja gleichsetzen.

Die meist in mehreren weiten Spiralwindungen gebogene, contraktile Geissel erscheint bei gewöhnlicher Untersuchung als ein einfacher, stark lichtbrechender Faden. Lässt man die Präparate aber kurze Zeit unter dem Deckglase in dünner Kochsalzlösung liegen, so theilt sie sich leicht in zwei völlig gleich aussehende Fäden, welche parallel neben einander liegen und sich von dem Anfang der Geissel bis ans Ende derselben erstrecken (Fig. 54, G); ein Endstück habe ich nicht beobachtet. Auch muss ich, entgegen Leydig (13, S. 109) die Existenz eines zarten Saumes bestreiten. Häufig sah ich nun, wie von diesen beiden Fäden sich wiederum feine Fibrillen ablösten (Fig. 54), so dass auch hier die Geissel von mehreren feinen Elementarfibrillen gebildet wird. Der Protoplasmamantel muss hier sehr dünn sein, da ich von demselben eigentlich Nichts wahrgenommen habe. Die Theilung in zwei Fäden und in Fibrillen war auch noch deutlich in Deckglas-Trockenpräparaten festzustellen, welche dem in 0,8⁰/₀iger Kochsalzlösung zerzupften Hoden entnommen waren.

2. Urodele Amphibien.

Besondere Sorgfalt verwandte ich auf das Studium der Spermatozoën der Urodelen. Haben dieselben doch schon von Alters her, seit den Anfängen mikroskopischer Forschung überhaupt, durch das eigenartige und fesselnde Bewegungs-Phänomen ihres undulirenden Apparates, die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt. Auch in letzter Zeit sind dieselben zu wiederholten Malen Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen. Die genaueste Beschreibung haben J. N. Czermak (23, 1848, Salamandra atra) und G. Retzius (24, 1881, Salamandra maculosa) geliefert.

Ausser diesen Forschern haben über den Bau der Samenkörper der Urodelen Spallanzani (25, 1777), Prévost und

Dumas (26, 1821), Mayer (27, 1836), R. Wagner (28, 1837), Dujardin (29, 1838), Pouchet (30, 1847), Duvernoy (31, 1848), v. Siebold (32, 1850), Schweigger-Seidel (33, 1865), v. la Valette St. George (34, 1867), Eimer (35, 1874), W. Krause (36, 1876), Gibbes (37, 1879), Flemming (38, 1880), Leydig (13, 1883), A. v. Brunn (19, 1884), O. S. Jensen (39, 1886) und Andere Mittheilungen gemacht. Auf diese zahlreichen Litteratur-Angaben kann ich indessen hier nicht eingehen und muss ich in Bezug hierauf auf die Zusammenstellungen verweisen, welche besonders v. Siebold (32) und G. Retzius (24) gegeben haben.

Trotz dieser zahlreichen vorausgegangenen Untersuchungen ist es mir auch hier noch gelungen, neue interessante und wichtige Strukturverhältnisse aufzufinden. Meine Beobachtungen gründen sich auf Untersuchungen an folgenden Arten:

Salamandra maculosa Laur.
Triton cristatus Laur.
Triton alpestris Laur.
Triton taeniatus Schneid.
Triton helveticus Razoumowsky
Triton marmoratus
Siredon pisciformis Cope.

Da die Samenkörper dieser Arten bis auf Einzelheiten gleich gebaut sind, können dieselben gemeinsam abgehandelt werden.

Die Spermatozoën der Urodelen (vgl. Tafel XII Fig. 55, Triton marmoratus) setzen sich zusammen aus einem Kopf, einem Verbindungsstück und einem mit einer undulirenden Membran versehenen Schwanzfaden.

Der Kopf (Fig. 55, 56) bildet, wie bekannt, einen langen, schmalen, stark lichtbrechenden, auf dem Querschnitte cylindrischen, ziemlich starren Körper, welcher meist ein wenig gebogen ist und sich nach vorne hin ganz allmählich verjüngt, um in eine feine Spitze auszulaufen. Wie Czermak (23) bei Salamandra bereits abgebildet hat, ist das äusserste Ende dieser Spitze entweder knopfförmig verdickt (Triton alpestris) oder zugespitzt und zeigt dann dicht unter der Spitze einen oder seltener einige kleine, sehr deutliche Widerhaken (Fig. 55, Sst). Retzius (24)

hat nun diesen vorderen Abschnitt als einen besonderen, von dem übrigen Theile des Kopfes differenten Bestandtheil erkannt und als „Spiess“ benannt. Retzius sagt hierüber (24, S. 81): „An dem vorderen Ende des Kopfes, 0,015 mm von der Spitze gerechnet, sieht man einen mehr oder weniger deutlichen Querstrich, oder sogar einen Absatz; das nach vorne von demselben befindliche, fadenförmig dünne und spitz auslaufende Stück nenne ich den Spiess des Kopfes.“ „Durch gewisse Behandlungsmethoden ist es mir nun gelungen zu zeigen, dass der Spiess aus anderer Substanz besteht, als der übrige Kopf. Durch Fuchsin färbt sich jener ziemlich stark, während dieser fast ungefärbt bleibt. Wenn ich die mit Wasser versetzten, gefärbten Spermatozoën über einer Gasflamme langsam erwärmte und bei ungefähr 50—60° C. eintrocknen liess, schwoll bei allen das eigentliche Kopfstück zu einer breiten homogenen ungefärbten Scheibe an, an welcher der Rand zackig und uneben ohne jede andere Struktur erschien, während der Spiess seine Gestalt und rothe Farbe behielt und ohne jede Anschwellung vom breiten Vorderende des eigentlichen Kopfes auslief. Er endete aber nicht hier, sondern ich konnte ihn als feinen geraden Faden noch eine Strecke nach hinten ins Innere des eigentlichen Kopfstückes (ungefähr in das vordere Drittel desselben) verfolgen; hier entzog er sich allmählich einer ferneren Wahrnehmung.“ Es ist mir nun gelungen, diesen „Spiess“ völlig isolirt darzustellen. Unterwirft man die Spermatozoën einer Maceration (siehe unten), so bröckelt bald von der vorderen starren Spitze ein sehr dünner, sich mit Gentianaviolett ebenso wie der Widerhaken intensiv färbender Mantel sammt den letzteren ab; es ragt dann aus dem Kopfe eine längere, sehr feine, borstenförmige Spitze hervor (vergl. auch Fig. 56, Sst). Wirkt die Maceration längere Zeit ein, so löst sich der Hauptheil des Kopfes von hinten nach vorne allmählich nach vorhergegangener Quellung auf. Schliesslich ist von den ganzen Spermatozoën fast nur noch der „Spiess“ übrig geblieben, der ausserordentlich resistent ist. Derselbe stellt in völlig isolirtem Zustande ein langes, fadenförmiges, sehr feines Gebilde dar (Fig. 58), dessen vorderer Theil sehr starr ist, während der grössere hintere Theil (F) weich, hin und her gebogen erscheint und nach hinten hin allmählich sehr fein ausläuft. Dicht hinter der feinen vorderen Spitze ist meist eine kurze, sehr

geringe, spindelförmige Verdickung sichtbar, etwas weiter nach hinten gewöhnlich noch eine längere, stärker hervortretende. Häufig hängen mit dieser hinteren Verdickung noch Reste des vordersten Theiles des Kopfes zusammen, meist in Gestalt eines zweiten Fadens, welcher die Anzeichen der Auflösung trägt (Fig. 57). Der letztere scheint mir der Rest einer membranartigen Rindenschicht des Kopfes zu sein. Den langen fadenförmigen Theil des Spiesses habe ich auch an den noch völlig intakten Köpfen in seiner Lage nachweisen können, und zwar in Deckglas-Trockenpräparaten, welche von frischem Material hergestellt, sodann mit Gentianaviolett gefärbt und längere Zeit in Canadabalsam aufbewahrt waren (Fig. 56). Der anfangs dunkelviolett tingirte Kopf hatte sich in diesen Präparaten wieder völlig entfärbt (Hst), bis auf den hinteren fadenförmigen Theil des „Spiesses". Derselbe liess sich als intensiv gefärbte, scharf hervortretende Linie fast an jedem Kopf bis etwa zur Mitte desselben deutlich verfolgen. Meist lag diese dunkle Linie am Rande des Kopfes, ein Beweis, dass das hintere Ende des Fadens der Rindenschicht des Kopfes angehört. Es ergiebt sich also hieraus, dass der Retzius'sche „Spiess" aus einem dünnen Mantel, dem auch die Widerhaken angehören, und einem davon umhüllten, sehr resistenten Innenkörper besteht, welcher letztere sich bis in den Kopf hinein erstreckt. Mantel und Widerhaken machen mehr den Eindruck einer plasmatischen Bildung. Ich will nicht verfehlen, auf die grosse Uebereinstimmung hinzuweisen, welche der Spiess mit der von mir nachgewiesenen Struktur des „Spitzenstückes" der Insectenspermatozoën (40) seigt; ich stehe nicht an, beide Bildungen für homolog zu erklären.

Des Weiteren habe ich von einer Struktur des Kopfes nicht viel nachweisen können. Derselbe quillt in seinem Hauptstück (Hst) sehr leicht, ohne weitere Anhaltspunkte über innere Bauverhältnisse zu geben. An den oben erwähnten, wieder farblos gewordenen Deckglas-Trockenpräparaten fiel mir die scharfe, wenn auch feine Begrenzung der hellen, angetrockneten Köpfe auf (Fig. 56), welche wohl im Verein mit dem erwähnten Befund an dem isolirten „Spiess" auf das Vorhandensein einer membranartigen Rindenschicht hindeutet.

Erwähnen will ich noch, dass ich an den Spermatozoën von Triton cristatus einige Male nach kurzer Maceration und

Anwendung einer schwachen Gentianafärbung eine feine Querschattirung des Kopfes sah. Vielleicht steht dies im Zusammenhang mit der Beobachtung Leydig's (13, S. 108), welcher nach Anwendung von Reagentien wahrnahm, „dass im Innern des Kopfes, von der Wand her, Zackenlinien vorspringen und zwar so, dass sie nicht einfach quer zusammenstossen, sondern sich schräg treffen würden, auf welche Weise der Inhalt eine annähernd spiralige Bahn angewiesen erhält." Von einer „spiraligen" Struktur des Kopfes in diesem Sinne habe ich nun allerdings nicht den geringsten Anhalt gewinnen können und muss ich die Bilder, welche Leydig (l. c.) in Fig. 86, e, f darstellt, für den natürlichen Strukturverhältnissen wohl nicht entsprechend ansehen.

Das Verbindungsstück (Fig. 55, 56, V) stellt ein kurzes, cylindrisches Stück dar, dessen Länge bei den einzelnen Arten ein wenig differirt. Das vordere Ende stösst unmittelbar an den Kopf, und legt sich, wie schon Retzius und Leydig erwähnen, in eine entsprechende Conkavität des hinteren Kopfendes hinein. An den entfärbten Deckglas-Trockenpräparaten von Triton taeniatus, auf welche ich oben schon Bezug nahm, sah ich nun deutlich (Fig. 56), dass von der Mitte der convexen Vorderfläche des noch intensiv tingirt gebliebenen Verbindungsstückes ein kurzer, ebenso stark gefärbter Zapfen in den Kopf hinein sich erstreckte, so dass die Verbindung beider Theile hierdurch noch eine festere wird. Gleichwohl löst sich der Kopf bei Maceration sehr leicht an dieser Stelle ab, weil sein hinteres Ende leicht in Quellung geht.

Auf die bekannte Thatsache, dass nur der Kopf, nicht aber das Verbindungsstück sich mit Kerntinktions-Mitteln färbt, habe ich nicht nöthig, noch besonders aufmerksam zu machen.

Die Oberfläche des Verbindungsstückes ist vollkommen glatt; der Flossensaum erstreckt sich nicht auf denselben hinauf, ein Irrthum Leydig's (13, Fig. 86 a, b), welcher schon von Retzius korrigirt worden ist. Häufig ist aber dieser Abschnitt von einem länglichen Protoplasmaklumpen eingehüllt. Bei den Axolotl-Männchen, welche ich untersuchte, war dies ganz regelmässig der Fall und sah ich nur wenige Spermatosomen, welche frei davon waren. Ich muss es dahingestellt sein lassen, ob dieser Befund bei dieser Art ein konstanter und ihr eigenthümlicher ist. Das Protoplasma war feinkörnig, wenig durchsichtig, hier und da mit stärkeren,

glänzenden Tröpfchen durchsetzt. Es wollte mir scheinen als ob an den ganz frischen, dem soeben getödteten Thiere entnommenen und in 0,8%iger Kochsalzlösung untersuchten Spermatozoën diese Körnchen im Innern der Masse sich verschöben und als ob sich auch an der Oberfläche des Protoplasmaballens Gestaltveränderungen vollzögen. Jedenfalls hatte diese Protoplasmamasse keinen Einfluss auf die Bewegung des Flimmersaumes, denn der letztere undulirte an den Samenkörpern, deren Verbindungsstück ganz frei vorlag, ebenso lebhaft, wie bei den übrigen.

Jensen (39) hat hervorgehoben, dass an diesem Abschnitte weder in frischem Zustande, noch durch Anwendung verschiedener Reagentien ein Spiralfaden oder irgend ein anderes spiralförmiges Gebilde bemerkt werden kann. Auch mir ist es nicht gelungen, Strukturen an demselben wahrzunehmen, welche an die von mir z. B. oben bei Raja beschriebene erinnern könnten. Nach Anwendung von Maceration sah ich, z. B. bei dem Axolotl, nur, dass von der intensiv dunkelviolett gefärbten Substanz des Verbindungsstückes (Fig. 66, V) stellenweise Stücke abbröckelten. Indessen war dieser Zerfall nur ein sehr unregelmässiger (Fig. 67, 68), regelmässige Segmente oder eine Spiralbildung wurden dabei nicht sichtbar.

Wohl aber erkannte ich, dass dann in der Axe des Verbindungsstückes ein dickerer, fadenförmiger Theil erschien, der sich nur sehr blass färbte und wie ein Axenfaden aussah (Fig. 68, Ak). Bisweilen fand ich (bei dem Axolotl auch noch in Deckglas-Trockenpräparaten), dass die dunkle Mantelbildung vollständig aufgelöst und nur ein sehr blasses, schmales Gebilde übrig geblieben war, welches eine Fortsetzung des Axenfadens darstellte; der Kopf war von diesen Geisseln stets schon abgelöst (Fig. 69). Das vordere Ende dieses Axenkörpers (Ak) endigte frei ohne Verdickung, das hintere dagegen sass einer intensiv tingirten, breiten Verdickung auf, welche, wie wir sehen werden, den Endknopf des eigentlichen Axenfadens darstellt (Fig. 69, Ek, Af). Auch bei Triton cristatus u. a. habe ich in Macerationspräparaten diese Struktur des Verbindungsstückes leicht nachweisen können. Es haftet der Axenkörper desselben hier aber fester an dem Kopfe (Fig. 63, 64, Ak) und löst sich dafür leichter von dem Endknopfe des Axenfadens ab. Das Gebilde (Ak), dessen Hülle vollständig verschwunden ist, ragt dann als blasses, gleichbreites

häufig etwas gebogenes (Fig. 64) Stäbchen zapfen- oder stiftförmig an der Mitte des hinteren Kopfendes hervor. Auch an Deckglas-Trockenpräparaten von Triton cristatus erhält sich dieser Axentheil noch sehr gut, wie Fig. 63—65 zeigen, welche mit Gentianaviolett gefärbten, vorher macerirten Präparaten entnommen sind. In Fig. 65 hat sich das Stäbchen vom Kopfe abgelöst, liegt aber noch in der Nähe desselben; beide Enden erscheinen gleich, ohne Verdickung. Hieraus geht hervor, dass das Verbindungsstück bei urodelen Amphibien sehr wohl einen Axenfaden besitzt, der aber von dem Axenfaden des Hauptstückes abgegliedert ist und von demselben durch das Dazwischentreten eines Endknöpfchens getrennt wird. Dieser Befund an dem ausgebildeten Spermatosom steht in Uebereinstimmung mit den Ergebnissen der spermatogenetischen Untersuchungen, da durch Flemming (41) und F. Hermann (42) nachgewiesen ist, dass auch ursprünglich die Anlage des Verbindungsstückes von einem Axenfaden durchzogen wird.

Jensen (39) hat diesen Axenfaden im Verbindungsstück nicht beobachten können und zieht hieraus und aus der Strukturlosigkeit desselben den Schluss, dass das Verbindungsstück bei den Urodelen nicht homolog ist mit dem Verbindungsstück bei den Säugethieren und Vögeln. Nach den Befunden, welche ich erhalten, kann ich indessen die Berechtigung dieses Schlusses nicht zugestehen, wenn ich auch zugeben muss, dass die Struktur des Verbindungsstückes von derjenigen bei den Säugethieren und bestimmten Vögeln in sehr beachtenswerther Weise abweicht.

Der übrige Theil der Geissel (Fig. 55) besteht aus einem Hauptfaden und der sogenannten undulirenden Membran, deren freier, in bestimmten Abständen krausenförmig nach den beiden Seiten des Hauptfadens hin umgebogener Rand zu einem bestimmt von der Membran abgesetzten Randfaden verdickt ist. Der andere Rand der Membran verläuft gerade und ist an der einen und zwar convexen Seite des Hauptfadens angeheftet. Eine spiralige Umwickelung dieser Membran oder ihres Randfadens um die Hauptfaser findet in keiner Weise statt. Die Membran selbst ist ausserordentlich dünn, glashell und zart. Diese Thatsachen wurden schon früh richtig erkannt und besonders durch Czermak und v. Siebold festgestellt. Trotzdem wird auch in neuerer Zeit bisweilen noch die undulirende Membran als „Spiral“-bildung bezeichnet (vgl. z. B. F. Hermann, 42).

Eine genaue Untersuchung der ganz frischen, durch Osmiumsäuredämpfe fixirten Spermatosomen liess mich nun folgende, bisher nicht beachtete Einzelheiten erkennen.

Bei manchen Tritonen sah ich an dem ungefärbten Spermatosom neben dem Hauptfaden noch einen schmäleren Faden verlaufen (Fig. 59, Nf), welcher von dem ersteren durch eine schmale helle Linie abgegrenzt wurde. Dieser „Nebenfaden" (Nf) erreicht das Verbindungsstück nicht ganz, wenigstens in dem ungefärbten Präparate, sondern wird von demselben durch einen schmalen hellen Raum getrennt. Gegen das hintere Ende hört dieser Nebenstreif gleichfalls und zwar noch in ziemlicher Entfernung von der Geisselspitze wie abgeschnitten auf (Fig. 60, Nf), so dass hier plötzlich eine Verschmälerung des Geisselfadens eintritt. Nicht bei allen untersuchten Arten war dieser Nebenstreif gleich deutlich. Sehr ausgebildet erschien er z. B. bei Triton helveticus. Hier beobachtete ich auch, dass derselbe sich bisweilen als selbständiger Faden ablöste. Sehr deutlich und häufig sah ich dies in Präparaten von Triton helveticus, welche frisch in 0,8%iger Kochsalzlösung durch Osmiumsäuredämpfe fixirt und in verdünntem Glycerin aufbewahrt wurden. An sehr zahlreichen Samenkörpern, die meist noch etwas gekrümmt waren, hatte sich der Nebenfaden abgelöst und spannte sich gewöhnlich in der Biegung des Körpers aus, wie die Sehne eines Bogens. Gewöhnlich wird in Glycerinpräparaten der Nebenfaden indessen undeutlich, so dass man ihn nur sehr schwer als blassen Saum wahrnehmen kann. Bei Salamandra und dem Axolotl ist er mir in dem frischen Präparate nicht aufgefallen. Bei intensiver Färbung mit Gentianaviolett wird der Nebenfaden unsichtbar, weil er sich ebenso intensiv färbt, wie der Hauptfaden. Auf die Bedeutung dieses Nebenfadens werde ich alsbald zurückkommen.

Die undulirende Membran, deren Anheftung gegenüber dem Nebenfaden stattfindet, zeigte mir bei den einzelnen Arten eine verschiedene Entfaltung. Bei Salamandra und dem Axolotl ist sie relativ schmal, bei manchen Tritonenarten, z. B. Triton marmoratus (Fig. 55) dagegen breit und sehr schön ausgebildet. Den Randfaden fand ich überall von der Membran scharf abgesetzt und von ziemlich gleicher Dicke; jedenfalls bewahrt er an demselben Spermatosom von Anfang bis zu Ende stets die gleiche Dicke. Mit Anilinfarben, besonders den violetten, färbt sich der

Randfaden sehr intensiv; dann hebt er sich sehr scharf von der Zwischenmembran ab, welche gleichfalls, wenn auch nur sehr blass, so doch deutlich und gleichmässig gefärbt ist. Für die Sichtbarmachung der Membran und des Randfadens eignen sich Deckglas-Trockenpräparate, die durch Osmiumsäuredämpfe fixirtem Material entnommen und sodann mit Gentianaviolett gefärbt wurden, ganz ausgezeichnet.

An frischen, mit Anilinfarben gefärbten Spermatosomen sehe ich nun, besonders bei solchen Arten, die eine breite Membran besitzen, nach innen von dem Randfaden eine fast fadenartige protoplasmatische Verdickung der Membran (Fig. 55, p, p, p), welche parallel dem Randfaden liegt und von demselben nur durch einen sehr schmalen helleren Zwischenraum getrennt wird. Gegen das hintere Ende wird dieser Faden undeutlicher. In mit Safranin gefärbten Trockenpräparaten färben sich der Randfaden und der Plasmafaden gleich intensiv, so dass in diesen Präparaten zwei Randfäden vorzuliegen scheinen, Bilder, welche nicht mit einer wirklichen Theilung des Randfadens verwechselt werden dürfen. Immer ist der Randfaden weit schärfer begrenzt, als sein Parallelfaden.

Vorne stösst der Randfaden an den hinteren Rand des Verbindungsstückes; es wurde oben schon betont, dass das letztere völlig frei von der Membran ist. Wie schon Jensen (39) für Triton taeniatus erwähnt, endet der Randfaden hier mit einem kleinen, stark lichtbrechenden Knöpfchen, das auch ich bei Triton cristatus deutlich wahrnahm.

Ueber den Bau des hinteren Endes der Geissel bestehen noch Meinungsverschiedenheiten; es fragt sich, wie sich die beiden Fäden, Hauptfaser und Randfaden, hier zu einander verhalten, ob sie hier mit einander in Verbindung treten oder nicht. Diese Differenzen erklären sich wohl hauptsächlich dadurch, dass das Verhältniss der beiden Fäden zu einander bei den einzelnen Gattungen ein verschiedenes ist.

Czermak (23) hat zuerst von Salamandra sehr zutreffend angegeben, dass sich am hinteren Ende des Hauptfadens ein dünneres, stumpf auslaufendes „Endstück“ unterscheiden lässt, welches durch eine jähe Verjüngung aus dem mitteren Abschnitte hervorgeht. Dieses stumpfe Ende des Hauptfadens soll nach Czermak von dem Randfaden unter einem spitzen Winkel berührt

und überragt werden. Ganz analog wird dies Verhältniss auch von G. Retzius (24) dargestellt. An solchen Spermatosomen von Salamandra, welche nach intensiver Färbung mit ihrem hinteren Ende an der Deckglasfläche ausgebreitet anlagen (Fig. 62), sah auch ich deutlich, dass der intensiv gefärbte Randfaden (Rf) von dem stumpf endigenden Endstück (E) völlig getrennt bleibt und länger als dasselbe ist, so dass hier das äusserste freie Ende der Geissel allein von dem stumpf endigenden Randfaden gebildet wird. Die Zwischenmembran erstreckt sich bis an das äusserste Ende des Endstückes, auf der ganzen Strecke ziemlich gleiche Breite bewahrend. Ihr nicht verdickter, freier, hinterer Rand geht von der Spitze des Endstückes schräg gegen den Randfaden hin (Fig. 62, M). Aus dem Umstande, dass die Membran sich auf das Endstück erstreckt, scheint mir hervorzugehen, dass das Endstück nicht einfach der entblösste Axenfaden sein kann, sondern noch von einer, wenn auch sehr dünnen Hülle umgeben sein muss, da ja die Membran der Mantelbildung angehört.

Anders ist das Verhältniss der beiden Fäden am Hinterende bei den Tritonen. Wie schon Leydig (13), sah auch ich hier, wenn auch nicht immer deutlich, dass sich das Hinterende des Hauptfadens als feines blasses Endstück absetzt, dessen obere Grenze wohl zusammenfällt mit dem Ende des Nebenfadens (Fig. 60, Fig. 75, Af). Dieses Endstück verjüngt sich nach hinten hin allmählich zu einem sehr feinen blassen Faden, der wesentlich dünner und feiner ist, als der Randfaden (Fig. 60). Beide Fäden treten dann unter einem spitzen Winkel, das abgeschlossene Ende der Membran zwischen sich fassend, zusammen, so dass hier eine wirkliche Verbindung der beiden Fäden stattfindet. Ob nun aber das dünne Ende der Hauptfaser bis in die äusserste Geisselspitze reicht, oder früher aufhört, vermag ich nicht zu sagen.

Complicirter gestaltet sich der Bau des Geisselendes bei dem Axolotl (Fig. 61). Auch hier verschmälert sich allmählich die Hauptfaser, zugleich etwas blasser werdend, um dann mit der Randfaser in Verbindung zu treten; einen deutlichen Absatz, mit welchem die Verschmälerung beginnt, habe ich indessen nicht wahrnehmen können. Gleichzeitig erhebt sich auf der einen Seite der Hauptfaser in einiger Entfernung vom hinteren Ende ein zarter, saumartiger, allmählich an Breite zunehmender Kamm (Sts), welcher jedenfalls dem Mantel der Hauptfaser angehört. Nachdem

dieser Saum eine bestimmte Breite erreicht hat, bewahrt er dieselbe eine Strecke weit, um dann kurz vor der Vereinigung der Randfaser (Rf) mit der Hauptfaser (Hf) schräg abgestutzt aufzuhören. Derselbe ist sehr dünn, nur blass gefärbt, starr und gegen Macerationen ziemlich widerstandsfähig; ohne Zweifel dient er als Steuervorrichtung, um das in einer flachen Spirale allein durch den Flimmerschlag der undulirenden Membran sich bewegende Spermatosom in sicherem Cours zu erhalten. Genau gegenüber diesem „Steuersaum“ (Sts) oder „Kielsaum“, wie ich ihn nennen möchte, ist die undulirende Membran an die Hauptfaser angeheftet. Das letzte Ende der Geissel wird auch hier durch einen einfachen Faden dargestellt, welcher genau das Aussehen des Randfadens hat und sich auch so intensiv, wie der letztere färbt. Bei genauer Untersuchung des äussersten Endes dieses Fadens an durch Osmiumsäuredämpfe fixirten und mit Gentianaviolett gefärbten Samenkörpern des Axolotls erkannte ich ganz regelmässig ein feines, kurzes, sehr blasses, gerades Fädchen von 0,0018—0,0027 mm Länge (Fig. 61, E), welches sich scharf von dem intensiv tingirten übrigen Theile des Fadens abhob. Ich muss dasselbe daher als eigentliches „Endstück“ bezeichnen und vermuthe, dass dieses blasse, zarte Endstück die äusserste, frei hervorragende Spitze des Axenfadens der Hauptfaser ist. Es würde dann bei dem Axolotl in anderer Weise, wie bei Salamandra, das einfache Geisselende von dem Randfaden und dem Axenfaden zusammen gebildet werden. Bei den Tritonen ist mir ein derartiges Endstück nicht aufgefallen, indessen habe ich nicht alle Arten hierauf genauer untersucht.

Ueber den inneren Bau dieser eigenartig gestalteten Spermatosomen war bis jetzt nur durch die Untersuchungen A. v. Brunn's (19) bekannt, dass bei Salamandra die Hauptfaser von einem Axenfaden durchzogen wird, welcher von einer Mantelbildung umgeben ist. Das von Czermak zuerst beschriebene Endstück bildet den freien Theil dieses Axenfadens.

Auch mir wollte es in der ersten Zeit durchaus nicht gelingen, weitere Strukturen zu erkennen, obwohl ich alle möglichen Macerationsmittel in Anwendung zog. Es gelang mir nur, hier und da den Axenfaden auf kleinere Strecken zur Ansicht zu bringen; besonders waren Macerationen in Kochsalzlösungen jeder Concentration vollständig erfolglos, selbst nach wochenlanger Ma-

ceration in diesen Lösungen blieben die Spermatosomen fast ganz unversehrt. Durch diese grosse Widerstandsfähigkeit sah ich mich auch hier veranlasst, die Fäulnissmethode in dem Thiere selbst in Anwendung zu ziehen, welche mir wie bei andern Thieren (vgl. 17), so auch hier ganz ausgezeichnete und wichtige Resultate lieferte. Zum Glück erwiesen sich die Urodelen für diese Methode als sehr geeignet, weil der Ausführungsgang des Urogenitalapparates zur Brunstzeit mit Spermatosomen ganz angefüllt ist. Ich legte die getödteten Thiere uneröffnet in Wasser, welches häufig erneuert werden muss, eröffnete dann nach bestimmter Macerationszeit die Bauchhöhle, präparirte ein Stück des Ganges heraus, spülte sorgfältigst in Wasser ab und zerzupfte dann in 0,75⁰/₀iger Kochsalzlösung. Sodann wurde mit Gentianaviolett gefärbt. Wie bei allen diesen feineren Macerationen kann ich nicht umhin, auch hier wieder zu betonen, dass die Präparate durchaus sauber sein müssen, dass die Tinktion eine distinkte und intensive ist, die Spermatosomen und ihre Theilstücke im Präparate durchaus isolirt liegen und den Glasflächen des Präparates in einer horizontalen Ebene genau angelagert sind. Nur dann wird es leicht sein, dieselben Resultate, wie ich, zu erhalten.

Die ersten Veränderungen des Geisselfadens treten an dem Mantel des Axenfadens auf: derselbe zerfällt häufig der Quere nach und bröckelt ab. Alsbald wird sodann, nachdem die zarte Membran verschwunden und der Randfaden abgetrennt ist, die ganze Umhüllung des Axenfadens aufgelöst, so dass der letztere freiliegt. Bevor dieses eintrat, sah ich bei dem Axolotl (Fig. 76, Hf) mehrmals, dass der Mantel eine sehr feine Querstreifung aufwies, welche an ähnliche Erscheinungen an dem Verbindungsstück der Säugethiere, mancher Vögel, des Rochens u. s. w. erinnerte. Es liessen sich an dem Hauptfaden stellenweise sehr zahlreiche, äusserst schmale, am Rande sehr wenig vorstehende dunkle Querlinien (nach Färbung mit Gentianaviolett) wahrnehmen, welche durch ebenso schmale helle Räume von einander getrennt wurden. Bei der Feinheit dieser Bildung ist es unmöglich, zu sagen, ob es sich hier um eine Spiralbildung handelt. Jedenfalls geht aber hieraus hervor, dass auch diese Mantelbildung wiederum eine feinere Struktur besitzt.

An den Spermatosomen derjenigen Arten, bei welchen der Nebenfaden sehr ausgebildet ist, erhält sich derselbe ziemlich

lange im Zusammenhange mit dem Axenfaden. Auch wenn der Mantel mit der Membran schon zum grössten Theil abgelöst ist, liegen meist noch grössere oder kleinere Reste des Nebenfadens neben dem Axenfaden (Fig. 77), welche stets durch Anilinfarben intensiv gefärbt werden und sich ebenso verhalten, wie die Bruchstücke des eigentlichen, den Axenfaden umhüllenden Mantels. Seltener erhält sich dieser Nebenfaden noch nach längerer Maceration ohne weiteren Querzerfall, so dass man dann zwei parallel neben einander liegende, mit einander noch verbundene Fäden antrifft, den blassen, von seiner Hülle zum grössten Theil befreiten Axenfaden und daneben den dunkelvioletten Nebenfaden. Meist ist der letztere der Quere nach in kleinere oder grössere, bisweilen ziemlich regelmässige Segmente (Fig. 70, S) zerfallen. Besonders gegen das hintere Ende hin wird dieser Querzerfall auffällig, weil hier die Segmente sehr klein und regelmässig werden (Fig. 71, 77). Häufig kommt es vor, besonders bei Triton cristatus, dass sich die grösseren Bruchstücke fadenartig von dem Axenfaden ablösen (Fig. 77, Nf, Nf), wie ich es z. B. bei Triton helveticus schon an dem frischen Präparate gesehen hatte (s. oben S. 261). Immer sind diese Fäden in den Macerationspräparaten aber unregelmässig geknickt und gebogen (Fig. 77) und brechen und zerbröckeln sehr leicht; eine weitere Struktur habe ich an ihnen nicht erkannt. Die Bruchstücke, wie auch der übrige Theil des Mantels, machen durchaus den Eindruck einer plasmatischen Masse.

Aus Allem geht hervor, dass dieser Nebenfaden als ein Theil der Hülle selbst anzusehen ist. Dadurch nämlich, dass der Axenfaden nicht genau in der Axe, sondern excentrisch in dem Mantel liegt, ist die eine Seite der Hülle stärker entwickelt, bei einigen Species (Tritonen) so sehr, dass sie sich fadenartig von dem übrigen Theile des Mantels abhebt.

Haben sich nun alle Bruchstücke des Mantels und des Nebenfadens abgelöst, so ist der Axenfaden völlig entblösst. Es ist mir bei allen Arten sehr häufig gelungen, denselben in dieser Weise in ganzer Ausdehnung zu isoliren. Derselbe (Fig. 78, Af) gleicht dem äusseren Ansehen nach durchaus dem isolirten Axenfaden z. B. der Säugethiere und Vögel; er bildet einen mit Gentianaviolett sich nur blass färbenden, stark lichtbrechenden Faden mit glatten Contouren, der sich von der Mitte ab allmählich nach

hinten hin verjüngt. Das vordere Ende ist durch ein querliegendes Endknöpfchen (Fig. 77, 78, Ek) abgeschlossen, welches an jedem Axenfaden deutlich ist und bisweilen wie aus zwei Theilen zusammengesetzt erscheint. Dieses Endknöpfchen liegt, wie wir schon sahen (Fig. 69), unterhalb des Axenkörpers des Verbindungsstückes, so dass das letztere nicht mehr dem eigentlichen Axenfaden zugesprochen werden kann. Es erscheint mir aber aus der Entwickelungsgeschichte dieser Gebilde wahrscheinlich, dass auch dieses Stück dem Axenfaden ursprünglich angehörte, später sich aber davon differenzirte, so dass das Endknöpfchen unterhalb desselben entstand. Jedenfalls ist dies Verhalten sehr abweichend von dem bei anderen Thieren zur Beobachtung kommenden und wohl beachtenswerth.

An den völlig isolirten Axenfäden, welche sich dicht der Deckglasfläche angelegt haben, erscheinen nun im vorderen dickeren Theile die beiden Ränder deutlich begrenzt und heben sich von einem helleren Inneren etwas ab (Fig. 78). Bisweilen, z. B. bei Triton alpestris, machte es auf mich den Eindruck, als ob die Fäden durch die Anlagerung an die Glasfläche etwas platt geworden wären. Ob indessen hieraus zu folgern ist, wie Jensen (43) für die Säugethiere gethan hat, dass der Axenfaden hohl sei, lasse ich dahin gestellt, weil diese Frage sich sicher nicht entscheiden lässt. Auch dürfte diese Frage ziemlich bedeutungslos sein.

Um so grössere Bedeutung muss ich aber einem anderen Befunde beilegen und zwar der Strukturlosigkeit der Axenfaser. So oft, wie ich auch diese isolirten Fasern untersuchte, niemals habe ich auch nur die geringste Andeutung dafür erhalten, dass der Axenfaden bei den Urodelen eine feinfädige Struktur besitzt. Ich habe gerade auf diese Frage hin unzählige Präparate untersucht, welche in verschiedenster Weise nach allen den Methoden behandelt waren, welche bei anderen Thieren stets die Fibrillen des Axenfadens isolirten, habe aber immer das gleiche negative Resultat erhalten. Ich widmete gerade diesem Umstande besondere Aufmerksamkeit, weil ich demselben eine gewisse principielle Bedeutung beilegte. Ich kann daher mit grösster Bestimmtheit behaupten, dass der Axenfaden bei den Urodelen keinen faserigen Bau besitzt.

Erfolgreicher waren meine Bemühungen, fibrilläre Struktu-

ren auch an diesen contraktilen Elementen darzustellen, bei der Untersuchung des undulirenden Apparates.

Unterwirft man die Spermatozoën einer Maceration in dem Thiere, so findet man, dass sich die zarte Zwischenmembran sehr bald auflöst, ohne weiteren Aufschluss über eine Struktur zu geben oder weitere Spuren von sich zu hinterlassen. Diese Auflösung findet schon in den ersten 2—4 Tagen der Maceration statt. An Membranen, welche sich von dem Hauptfaden abgelöst hatten, konnte ich nur erkennen, dass die Membran mehr die Neigung hat, der Länge nach einzureissen, als in anderer Richtung[1]). Ist die Membran aufgelöst, so wird der Randfaden als scharf begrenzter Faden mit glatten Contouren isolirt. Derselbe besitzt in seiner ganzen Länge gleiche Dicke, färbt sich intensiv mit Anilinfarben, z. B. Gentianaviolett, und ist gegen Reagentien und Maceration ziemlich resistent. Hierdurch documentirt er sich als durchaus selbständiges, von der Zwischenmembran differentes Gebilde.

An manchen Präparaten (Fig. 71) fiel es mir als Curiosum, dem ich weiter keine Bedeutung beilege, auf, dass der Randfaden nach dem Schwunde der Membran, wohl in Folge einer gewissen kleberigen Beschaffenheit des sich auflösenden Mantels des Hauptfadens, sich dem letzteren dicht angelegt hatte und an vielen Stellen zierliche, durch Zusammenschnurren entstandene Oesen zeigte. Diese Oesen (Fig. 71, Oe) standen meist senkrecht ab und sassen dem Hauptfaden wie Reiterchen auf; ich konnte an manchen Geisseln gegen 20 solcher Bildungen zählen. Auffällig war mir die gleiche Länge dieser Oesen. Hauptsächlich beobachtete ich diese Erscheinung bei Triton taeniatus und cristatus nach gewöhnlich sechstägiger Maceration. Meist flottirt jedoch der Randfaden nach Auflösung der Membran frei und bleibt nur noch an wenigen Stellen in Verbindung mit der Hauptfaser (Fig. 73, 75, 76, Rf).

---

1) Czermak (23, S. 20) nennt die undulirende Membran eine „Duplikatur". Ich habe nicht den geringsten Anhalt dafür gewinnen können, dass hier zwei Platten vorhanden sind. Die Angabe Czermaks, welcher die dem unreifen Spermatosom ansitzenden Protoplasmareste für die „schlauchförmig ausgedehnte Umhüllungshaut, welche sich durch Imbibition in eine grosse, kuglige Blase verwandeln lasse", erklärte, habe ich wohl nicht mehr nöthig zu korrigiren. Eine Umhüllungshaut in dem Sinne Czermaks existirt nicht.

An diesen isolirten Randfäden sah ich nun, dass nicht selten eine Theilung in zwei gleich dicke, ganz gleich aussehende Fäden auftrat und zwar an jeder beliebigen Stelle des Randfadens. In Fig. 72 z. B. hat sich der Randfaden (Rf) von der noch wohl erhaltenen Zwischenmembran (M) abgelöst und zeigt an dieser Stelle die Spaltung sehr deutlich. Diese Theilung in zwei scharf begrenzte feine Fäden darf nicht verwechselt werden mit der Ablösung der protoplasmatischen, oben von mir erwähnten Verdickung der Membran. Auch Reste der Membran, welche sich bisweilen als äusserst zarte, schwach gefärbte Streifen mit sehr undeutlichen, verschwindenden Contouren noch an dem Randfaden vorfinden (vergl. z. B. Fig. 74, M), sind leicht von den scharf begrenzten Theilfäden zu unterscheiden. Mit dieser einfachen Zweitheilung hatte es aber noch nicht sein Bewenden. Ich konnte feststellen, dass auch diese beiden Theilfäden sich noch weiter in feinste Fibrillen zerlegen, welche den von mir im Axenfaden bei Säugethieren, Vögeln, Fischen u. s. w. und in den Flimmerfasern bei Insekten aufgefundenen Elementarfibrillen völlig gleichen. Ich zählte 4—6 solcher Fädchen, in welche der Randfaden sich theilte. Auch dieser Zerfall in mehrere Elementarfibrillen konnte an jeder beliebigen Stelle des Randfadens nachgewiesen werden (Fig. 73, 75, 76 Rf). Bisweilen kam es vor, dass die isolirten Fibrillen zerrissen (Fig. 76, bei xx, x, x,), stets sah man dann aber die beiden zusammen gehörigen Enden; einzelne frei abstehende Fibrillenenden habe ich in der Continuität des Randfadens nicht beobachten können. Die Enden der isolirten und völlig von der Hauptfaser abgetrennten Randfäden, welche natürlich in den Präparaten sehr zahlreich waren und nicht selten fibrillären Zerfall zeigten (Fig. 74), waren häufig in zwei Hälften von genau gleicher Länge getheilt. Hieraus geht hervor, dass auch in dem Randfaden, wie in dem Axenfaden der Säugethiere und Vögel und in den Flimmerfasern der Insecten, die Elementarfibrillen sich von dem Anfang des Fadens bis an das äusserste Ende desselben erstrecken. Bisweilen wollte es mir scheinen, als ob sich an dem Randfaden so etwas wie eine feine, die Fibrillen umgebende, äusserst dünne Hülle wahrnehmen liesse. Es wäre mithin die Thatsache festgestellt, dass an den Spermatosomen der Urodelen nur der Randfaden eine fibrilläre Struktur besitzt.

Diese subtile Beobachtung kann nur gemacht werden, wenn die oben S. 265 angegebenen Bedingungen genau erfüllt sind. Auch darf die Maceration nicht zu weit vorgeschritten sein; in 4—6 Tagen pflegt der fibrilläre Zerfall des Randfadens einzutreten. Natürlich gelingt nicht eine jede Maceration, man muss stets mehrere Thiere maceriren lassen. In derartigen Präparaten habe ich den fibrillären Zerfall des Randfadens sehr oft auf das deutlichste gesehen und auch demonstriren können. Ich konnte die Fibrillen des Randfadens (Fig. 72, 74, 75) bei allen daraufhin untersuchten Tritonen und sehr deutlich auch bei dem Axolotl (Fig. 73, 76) nachweisen. Es unterliegt daher keinem Zweifel, dass alle ähnlich gebauten Spermatozoën der Urodelen sich ebenso verhalten.

Auf die Bewegungserscheinungen der Spermatozoën der Urodelen, welche ja schon mehrfach des Näheren studirt[1]) wurden, will ich hier nicht näher eingehen. Bekanntlich sind die lebenden Spermatosomen dieser Thiere zu einer flachen Spirale zusammengerollt, welche immobil ist und keine Contraktions-Erscheinungen zeigt; nur das hinterste Geisselende, welches, wenn nicht ganz (Salamandra), so doch hauptsächlich von dem Randfaden gebildet wird (Tritonen, Axolotl), macht bisweilen mehr schlagende Bewegungen. Die Contraktilität ist hier einzig und allein in dem undulirenden Apparat lokalisirt, welcher regelmässige seitliche, von vorne nach hinten hin vorschreitende Umbiegungen des Randes erkennen lässt.

Ich habe direct beobachten können, dass es nur der Randfaden der undulirenden Membran ist, von welchem die Bewegung ausgeht und welchem allein Contraktilität innewohnt (vergl. 44, S. 438).

Die Einzelheiten der Bewegung bieten sehr viele Analogien mit den Bewegungs-Erscheinungen des Flimmersaumes der Insecten-Spermatozoën, welche von mir näher untersucht wurden (40).

Es fällt also auch hier wiederum fibrilläre Struktur mit activer Bewegungsfähigkeit zusammen, eine Thatsache, auf deren Bedeutung für die Lehre von der fibrillären Struktur der con-

---

1) Am genauesten sind diese Bewegungserscheinungen von Czermak (23) analysirt worden und kann ich den exakten Ausführungen dieses Forschers nur beistimmen.

traktilen Elemente ich schon an anderer Stelle (44) genügend hingewiesen habe.

C. Reptilien.

Ueber die Struktur der Spermatosomen der Reptilien liegen nur sehr wenige genauere Angaben vor. Nach R. Wagner und Leuckart (4, S. 831; 9, S. 481) sind die Samenkörper der beschuppten Amphibien (Eidechsen, Schlangen und Schildkröten) sehr einfach gebaut und bestehen aus einem länglich cylindrischen, vorne ein wenig zugespitzten Kopfe und einem sehr feinen, haarartigen Schwanz; sie gleichen in ihrem Aussehen sehr den Samenkörpern gewisser Vögel (Nesthocker).

In gleicher Weise stellt Leydig (45, S. 139, Tafel X Fig. 128[3] u. 128[4]) die Zoospermien von Lacerta agilis und Anguis fragilis dar und hebt ebenso hervor, dass dieselben in ihrer Gestalt die meiste Verwandtschaft mit jenen der Vögel hätten.

In einer späteren Mittheilung (13, S. 112) erwähnt derselbe Forscher, dass sich an den Spermatosomen von Lacerta agilis nahezu alle die Theile unterscheiden liessen, welche die Spermatosomen der Tritonen aufweisen. So geht der leicht gebogene, lange Kopf in ein blasses, spitzes Ende aus (das Homologon des „Spiessstückes"), ohne dass man freilich dessen Grenzlinie nach hinten bestimmen könnte. Zwischen Kopf und Schwanz lässt sich ein Verbindungsstück unterscheiden; auch soll am Schwanze ein Hautsaum zugegen sein.

Nach Jensen (7) setzen sich die Spermatosomen der Ophidier (Vipera berus L.) aus einem schmalen Kopfe und einem sehr langen Mittelstücke zusammen; an das letztere schliesst sich ein kurzer und feinerer Anhang an.

Nach Prenant (46) bestehen die Samenkörner des Gecko (Gecko communis) aus einem länglichen Kopfe, einem kleinen Mittelstücke und einem längeren, feineren Schwanzfaden. An dem völlig entwickelten Spermatosom erscheinen Kopf und Mittelstück glatt, während sie an dem noch nicht ausgereiften Gebilde eine sehr deutliche Segmentirung erkennen lassen.

Diese spärlichen Angaben kann ich nach Untersuchungen an den folgenden Arten einigermassen vervollständigen.

Ordnung:	Genus:	Species:
Saurii	Anguis	fragilis L.
	Lacerta	agilis Wolf.
	Lacerta	vivipara Jacq.
	Psammodromus	hispanicus.
Ophidia	Coluber	natrix L.
	Vipera	berus L.
Chelonia	Testudo	mauritanica.

Da sich die Spermatosomen dieser Thiere im Wesentlichen gleich verhalten, können dieselben im Zusammenhange betrachtet werden (Tafel XII, Fig. 79—91).

Die Köpfe sind bei allen länglich, schmal cylindrisch; von der Mitte an spitzen sie sich nadelförmig zu, um mit einer feinen Spitze zu endigen. An den frischen Spermatosomen sind sie gewöhnlich nicht gerade gestreckt, sondern bilden den Theil einer Spirale, welche die länglichen, weiten Spiraltouren nach vorne hin fortsetzt, in welche die Geissel gelegt zu sein pflegt. An dem frischen Object erscheint der Kopf homogen; es lässt sich weder eine Querbänderung erkennen, noch ein Spitzenstück deutlich abgrenzen. Auch bei intensiver Färbung mit Gentianaviolett tritt eine gleichmässig dunkel-violette Färbung des Kopfes ein. Lässt man aber diese intensiv gefärbten Spermatosomen, welche vorher durch Osmiumsäuredämpfe fixirt waren, einige Zeit, etwa 24 Stunden, unter dem Deckglase liegen, so verblasst der grössere hintere Theil des Kopfes, das „Hauptstück“ desselben, alsbald wieder und wird schliesslich ganz farblos. Das vordere Drittel dagegen behält den Farbstoff zurück und erscheint als dunkel violett gefärbtes „Spitzenstück“, welches sich sehr scharf der Quere nach von dem hellen Hauptstück absetzt (Fig. 79, Sst, Hst, Vipera berus; Fig. 86, Anguis fragilis). Bei Maceration in Kochsalzlösungen oder bei Anfertigung von Trockenpräparaten von zuvor nicht fixirtem Material quillt nun das Hauptstück sehr leicht zu einem länglichen bis kugelförmigen Gebilde auf, welches eine ziemlich homogene, sich nur schwach (auch noch mit Alaunkarmin) färbende Masse bildet (Fig. 81, 90, Hst). Nur die Gegend des Ansatzes des Spitzenstückes und der Geissel erscheint noch dunkler gefärbt und weniger gequollen. Das Spitzenstück dagegen quillt nicht und bewahrt seine Form (Fig. 81, 90, Sst). An den Spermatozoën-Köpfen von Vipera

berus, an welchen ich den Quellungsprocess in 0,75%iger Kochsalzlösung näher verfolgte, konnte ich sehen, wie das Innere zu erst als helles Stück hervortrat und sich von den dunklen Randtheilen deutlich abhob. Einige Male sah ich nun, wie bei weiter vorschreitender Quellung diese Randtheile an einigen Stellen der Quere nach zerfielen. Es scheint mir mithin hier eine ähnliche Struktur vorzuliegen, wie bei manchen Vögeln (z. B. Vanellus, Cuculus u. a.), bei welchen ich eine Zusammensetzung des Kopfes aus einer Innenmasse und eine der Quere nach zerfallende Rindenschicht nachgewiesen habe (17, S. 449, 450, Tafel XVIII). Hiermit steht jedenfalls die Beobachtung Prenant's[1]) (46) im

---

1) Prenant scheint mir einen Vorwurf daraus zu machen, dass ich diese seine Beobachtung nicht schon in meiner ersten Arbeit (17) erwähnt habe, indem er sagt: „Il est difficile de comprendre, comment Ballowitz, étudiant les spermatozoides des Oiseaux, ne s'est pas occupé de rechercher, si l'on avait quelques données sur l'organisation de ceux des Reptiles.“ (A. Prenant, Remarques à propos de la structure des spermatozoides et du récent travail de Ballowitz. Revue biologique du Nord de la France. Tome I, 1888—1889, p. 6).

Ich kann Prenant nun die Versicherung geben, dass ich sehr wohl den phylogenetischen Beziehungen der beiden Thierclassen auch bei meinen Untersuchungen Rechnung getragen habe und die Spermatozoën der Lacerten schon genauer untersucht hatte, bevor ich die Classe der Vögel einem näheren Studium unterzog. Da ich meine erste Arbeit aber im Sinne einer Monographie anfertigte, konnte es nicht in meiner Absicht liegen, auf alle Beobachtungen, welche bei anderen Thiergruppen gemacht waren und mit meinen Ergebnissen irgendwie in Beziehung gebracht werden konnten, zu rekurriren, selbst wenn ich die Arbeit Prenant's (46) bei der Ausarbeituug meiner ersten Abhandlung schon gekannt hätte (La Cellule, Recueil de Cytologie et d'Histologie générale wird in der hiesigen Königlichen Universitäts-Bibliothek nicht gehalten; der Verfasser hatte die Freundlichkeit, mir seine Arbeiten zuzuschicken); zumal ich beabsichtigte, auch die übrigen Wirbelthierklassen in ähnlicher Weise abzuhandeln.

Wenn übrigens Prenant, wie es scheint, eine Priorität für die Beobachtung einer Segmentation des Spermatozoën-Kopfes beanspruchen will, möchte ich diesen Forscher doch darauf aufmerksam machen, dass Fr. Leydig (Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883) gerade von dem Spermatozoën-Kopf der Reptilien Etwas erwähnt, was jedenfalls mit Prenant's Beobachtung in Beziehung zu bringen ist. Leydig sagt nämlich (l. c. S. 112, Lacerta agilis): „Das eigentliche Kopfstück zeigt sich zusammengesetzt aus derber Membran und heller Innensubstanz, welche wieder andeutungsweise

Zusammenhange, welcher an den noch nicht ausgebildeten Spermatosomen-Köpfen des Gecko eine später wieder unsichtbar werdende Segmentirung wahrgenommen hat.

Die Geissel setzt sich bei den Sauriern und Cheloniern aus einem Verbindungsstück und einem Hauptstück zusammen. Bei Psammodromus, Anguis und Testudo konnte ich an Spermatosomen, welche durch Osmiumsäuredämpfe fixirt und mit Gentianaviolett gefärbt waren, auch das Vorhandensein eines kurzen Endstückes feststellen (Fig. 82, 83, 86, 88, E). Dasselbe setzt sich als blasses, sehr kurzes zartes Fädchen (von 0,002 mm Länge) sehr deutlich von dem intensiv gefärbten Hauptstück ab und ist fast an jedem Spermatosom nachweisbar. Bei Lacerta ist ein Endstück nicht so deutlich festzustellen.

Das Verbindungsstück (V) ist bei den genannten Reptilien nur kurz, cylindrisch und in frischem Zustande meist glatt; nur selten sieht man an manchen Exemplaren eine Querstreifung. Sehr häufig ist es hingegen von einem länglich ovalen, feinkörnigen Protoplasmaklumpen umhüllt, so dass die genaue Untersuchung des eigentlichen Verbindungsstückes dann nicht recht möglich wird (Fig. 82, V). Setzt man die Spermatozoën einer mehrtägigen Maceration in verdünnten Kochsalzlösungen aus, so wird fast an allen, nach Auflösung des Protoplasmaballens, eine Querstreifung dieses Abschnittes deutlich, besonders nach Färbung mit Anilinfarben. Man erkennt dann gewöhnlich 3—4 am Rande ein wenig hervortretende Querstreifen (Fig. 88, V), welche durch hellere Querlinien von einander getrennt sind. An solchen Fäden, deren Kopf abgefallen ist (Fig. 88), tritt der erste Querstrich besonders hervor. Jedenfalls handelt es sich auch hier wohl um eine Spiralbildung.

Fertigt man von Sperma, welches mit $0{,}75\,^0/_0$iger Kochsalzlösung ohne vorherige Fixirung verdünnt wurde, Deckglas-Trockenpräparate an und färbt dieselben mit Gentianaviolett, so sieht man fast an allen Spermatozoën, dass das Protoplasma und das Verbindungsstück selbst sich aufgelöst haben. In der Mitte

---

quergekammert ist“ und S. 113 (Anguis fragilis): „Im Kopfstück selber, das wieder nicht einfach homogen ist, erscheint die Innensubstanz durch seitliche Vorsprünge eingeschnürt.“ Vgl. auch l. c. Fig. 85, e auf Taf. VIII. Diese Beobachtungen Leydig's scheinen Prenant völlig entgangen zu sein, obwohl sie gerade die Reptilien betreffen.

der schwach gefärbten aufgelösten Masse erscheint dann sehr deutlich ein feiner Axenfaden (Fig. 84, Af, Testudo; Fig. 89, Af, Lacerta), welcher vom Kopfe nach dem Hauptstücke hinzieht, um in das letztere einzutreten. Die Hülle des Hauptstückes (H) ist dagegen nicht aufgelöst, so dass das vordere Ende desselben sich durch seine Dicke scharf von dem feinen Axenfaden des Verbindungsstückes abgrenzt (Fig. 84, 89, 90). In der Nähe dieses vorderen Endes des Hauptstückes ist nun an dem isolirten Axenfaden des Verbindungsstückes fast eines jeden Spermatosoms in den Deckglas-Trockenpräparaten von Lacerta ein Knötchen sichtbar, welches scharf begrenzt und intensiv tingirt erscheint und sich an ziemlich constanter Stelle befindet (Fig. 89, 90, i). Dasselbe ist nicht der Endknopf des Axenfadens; denn der letztere tritt an dem vorderen Ende des Axenfadens stets sehr deutlich als intensiv gefärbtes Knöpfchen hervor, wenn der Kopf stark gequollen ist (Fig. 90, Ek); es macht dann den Eindruck, dass das Endknöpfchen sich in einen kleinen Ausschnitt des hinteren Kopfendes direct hineinlagert. Dieses intermediäre Knötchen habe ich auch an den Spermatosomen von Psammodromus ganz regelmässig in Deckglas-Trockenpräparaten angetroffen. Hier scheint das Verbindungsstück länger zu sein, als bei Lacerta und Anguis, löst sich aber gleichfalls durch die Präparation auf, so dass der Axenfaden freiliegt (Fig. 91, Af). In der hinteren Hälfte in der Nähe des Hauptstückes fällt dann regelmässig ein noch grösseres, fast kubisches Knötchen auf, welches meist an bestimmter Stelle sich vorfindet, bisweilen aber auch mehr nach vorne gerichtet ist. Auch schon an Spermatosomen, welche nach vorheriger Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe in Glycerin untersucht wurden, markirt sich dasselbe als dunklere Stelle. Ueber die Bedeutung dieses intermediären Knötchens, welches ich nur bei den genannten beiden Gattungen beobachtete, konnte ich keine Klarheit erlangen.

Auch auf der Strecke des Hauptstückes ist es mir bei den Sauriern und Cheloniern gelungen, den Axenfaden durch Maceration zur Ansicht zu bringen, wenn dies auch seine Schwierigkeit hat. Derselbe wird dadurch sichtbar, dass der Protoplasmamantel abbröckelt, bisweilen derart, dass das ganze Hauptstück wie körnig aussieht.

Wie oben schon erwähnt, soll sich nach Leydig (13) an

dem Schwanzfaden von Lacerta agilis ein Hautsaum befinden. Leydig berichtet über denselben (l. c., S. 112): „Der Hautsaum des Schwanzfadens ist in frischem Zustande sehr blass, der freie Rand nicht wellig gebogen, sondern ziemlich geradlinig: man könnte das Bild auf ein zweischwänziges Zoosperm deuten wollen.“ Ich habe mich nun bemüht, besonders an frischem, dem Vas deferens entnommenen, durch Osmiumsäuredämpfe fixirtem und mit Gentianaviolett gefärbtem Material, diesen Hautsaum zu sehen, habe aber Nichts davon wahrnehmen können. Ich kann daher nicht umhin, die Existenz desselben bei den von mir untersuchten Reptilien in Abrede zu stellen. Es scheint mir auch, dass die Beobachtung Leydig's insofern nicht einwurfsfrei ist, als das von ihm untersuchte Material für diese Untersuchung ungeeignet war. Leydig sagt selbst, dass das von ihm für diese Beobachtung benutzte, im April bei rauher Witterung eingefangene Thier (Lacerta agilis) „im Nebenhoden erst wenige ganz frei gewordene Zoospermien besass; die meisten lagen noch zusammengerollt, jedes für sich, in dem kugeligen Protoplasmaballen, der nach dem Hervortreten des Zoosperms die vorhin erwähnte Umhüllung des Kopfstückes bildet“. Derartige dem Schwanzfaden anhaftende Plasmamassen können sehr leicht einen Hautsaum vortäuschen.

Etwas anders ist die Spermatosomen-Geissel bei den Ophidiern (Vipera, Coluber) gestaltet. Dieselbe zeichnet sich dadurch aus, dass das Verbindungsstück ausserordentlich lang ist (Fig. 79, 80, 81, V), während das Hauptstück (H) sehr an Entwicklung zurücktritt. Auch hier konnte ich an den Samenkörpern von Coluber bei der oben angegebenen Behandlung fast an jedem Spermatosom sehr deutlich ein sehr kurzes, feines helles Endstück von 0,001 mm Länge nachweisen.

Das Verbindungsstück (V) dieser Spermatozoën, welche beträchtlich länger sind, als die der zuerst beschriebenen Reptilien und in langen Spiraltouren gewunden erscheinen, ist cylindrisch, auf der ganzen Länge von ziemlich gleicher Dicke und setzt sich deutlich auch an dem ungefärbten Präparat von dem dünneren Hauptstücke ab. An dem frischen Präparate ist nur selten eine undeutliche Querschattirung wahrnehmbar, gewöhnlich erscheint vielmehr das Verbindungsstück vollständig homogen. In der Nähe des hinteren Endes habe ich nun bei allen von mir untersuchten

Individuen an bei weitem den meisten Spermatozoën einen länglichen, feinkörnigen Protoplasmaklumpen angetroffen (Fig. 79, P), welcher auf den protoplasmatischen Ursprung des Verbindungsstückes, und zwar der Hülle desselben, hindeutet. Nur bei sehr wenigen Spermatozoën fehlte derselbe, bisweilen fand er sich in der vorderen Hälfte des Verbindungsstückes, seltener in der Nähe des Kopfes. Für die Bewegungsfähigkeit des Spermatosoms ist diese Protoplasmamasse auch hier ohne jede Bedeutung, da Samenkörper ohne dieselbe ebenso lebhaft contraktil sind, als solche, die damit versehen sind.

Unterwirft man nun die Spermatozoën der Schlangen einer längeren Maceration in Kochsalzlösungen, so wird das Verbindungsstück bald rauh und lässt eine undeutliche enge und feine Querriffelung erkennen (Fig. 80, V), welche bei Färbung mit Gentianaviolett deutlicher hervortritt. Nach längerer Maceration bröckelt sodann diese sich intensiv färbende Masse ab und es erscheint in der Axe des Verbindungsstückes ein feiner Axenfaden. Ist der Kopf aufgelöst, was nach nicht zu langer Zeit allgemein eintritt, so wird ein breites, sich dunkel färbendes Endknöpfchen sichtbar (Fig. 80, Ek), welches von dem übrigen Theile des Verbindungsstückes durch einen sehr schmalen, halsartigen Spalt getrennt ist. Auch an dem frischen Spermatosom tritt die Verbindungsstelle von Kopf und Geissel als dunklere Stelle hervor, was jedenfalls wohl durch dieses Endknöpfchen bedingt wird (Fig. 79). Das Endknöpfchen ist sehr resistent.

Dass nun das querstreifige Aussehen des Verbindungsstückes der Ophidier durch eine den Axenfaden umgebende spiralige Bildung hervorgerufen wird, konnte ich sehr schön an Deckglas-Trockenpräparaten feststellen, welche von dem mit 0,75-procentiger Kochsalzlösung ohne vorherige Fixirung diluirten Sperma von Coluber angefertigt und wieder mit Gentianaviolett gefärbt waren (Fig. 81, V). An den meisten Spermatozoën erkennt man dann statt des homogenen Verbindungsstückes eine in engen Touren zickzackartig verlaufende feine Spiralbildung, welche den Axenfaden ziemlich regelmässig umzieht. Auch hier wird mithin die den Axenfaden umgebende Hülle von einer Spirale gebildet, deren enge Zwischenräume von einer leichter löslichen Zwischensubstanz angefüllt werden, wodurch an dem intacten Spermatosom das glatte, anscheinend homogene Aussehen des Verbindungsstückes bedingt wird.

Wie bei den Sauriern und Cheloniern, konnte ich auch bei den Ophidiern im Hauptstücke den Axenfaden streckenweise freilegen, nach Entfernung einer dünnen, auch hier manchmal der Quere nach zerfallenden Hülle.

Dieser Bau der Ophidier-Spermatosomen erinnert sehr an die Struktur der Samenkörper der Tauben, wie ich sie in meiner ersten Abhandlung (17, S. 446, 447, Taf. XVII, Fig. 91—97) beschrieben und abgebildet habe. Auch bei den Tauben findet sich an der Geissel ein sehr langer und dickerer vorderer Abschnitt, an welchen sich ein relativ noch kürzerer und feinerer Faden anschliesst. Da es mir damals nicht gelingen wollte, Anhaltspunkte dafür zu gewinnen, dass der vordere dickere Abschnitt (in seiner Hülle) cytoplasmatischer Herkunft sei, habe ich ihn für das Hauptstück der Geissel erklärt und den Spermatosomen der Taube ein Verbindungsstück abgesprochen. Vor Allem konnte ich bei den von mir untersuchten Exemplaren keine Protoplasmareste am dickeren Abschnitte antreffen, wie sie bei den Ophidiern fast an jedem Spermatosom zu sehen sind. Ich muss indessen Prenant (47) darin beistimmen, dass diese Frage erst durch eine eingehende Untersuchung der Entstehung der einzelnen Geisselabschnitte an den Spermatosomen der Tauben entschieden werden kann. Nachdem ich die Samenkörper der Schlangen näher untersucht habe, möchte auch ich mich jetzt mehr der Ansicht zuneigen, dass sich die Geissel der Spermatosomen der Tauben[1])

---

1) Inzwischen hatte ich Gelegenheit, mich auch bei anderen Taubenarten, z. B. der Turteltaube (Turtur auritus Bp.), davon zu überzeugen, dass bei diesen der Bau der Spermatosomen derselbe ist, wie bei der Haustaube. Indessen habe ich auch hier keine Anhaltspunkte für die protoplasmatische Abkunft des fraglichen Verbindungsstückes erhalten können. Dagegen gelang es mir des öfteren, den Axenfaden in ganzer Ausdehnung zu isoliren, und nicht allein in zwei Fäden, sondern auch in mehrere Fibrillen zu zerfällen, was mir bei der Haus-Taube noch nicht so recht gelingen wollte. Es geht hieraus mit aller Bestimmtheit hervor, dass auch bei den Taubenarten der Axenfaden aus mehreren Elementarfibrillen zusammengesetzt wird.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch erwähnen, dass ich inzwischen auch die Spermatosomen mehrerer Raubvögel (Falco tinnunculus L., Falco peregrinus L., Circus rufus L.) untersuchen konnte, die ich ebenso strukturirt fand, wie sie von mir von Milvus ater beschrie-

aus einem langen Verbindungsstück und einem sehr kurzen Hauptstück zusammensetzt.

An dieser Stelle muss ich noch eine Beobachtung besprechen, welche Jensen (7, S. 10, 11) über den Bau der Samenkörper von Vipera berus mitgetheilt hat. Jensen sagt über dieselben: „Wenn die Samenfäden unter dem Deckglase in einer indifferenten Flüssigkeit hinliegen, tritt nach einer Weile wie eine Schlaffheit in der Structur derselben ein. Das Mittelstück streckt sich, wird mehr oder weniger geradlinig und trennt sich in die zwei Stränge, am öftesten in der Nähe des Kopfes, bisweilen auch weiter nach hinten. An den Stellen der Trennung war natürlicherweise die Lichtbrechung, die durch je einen Strang hervorgebracht wurde, schwächer als früher. Aber auch der zwischen den beiden Trennungsstellen liegende Theil des Mittelstückes war schwächer lichtbrechend als früher und zugleich dicker, was ohne Zweifel daher rührt, dass die Trennung der Stränge auch hier angefangen, aber noch nicht so weit vorgeschritten war, dass sich eine Spalte zwischen den Strängen zeigte. (Die Lichtbrechung bewirkt ja so sehr leicht, dass die Stränge zu einem einzigen zusammenzufliessen scheinen.) Eine Windung des einen Stranges um den andern ist nicht unwahrscheinlich. Von einem geraden Centralstrange kann ja der Weite wegen, welche die Spiralwindungen des Mittelstückes im Ganzen haben, keine Rede sein. Im Schwanze gelang es mir nicht, die zwei Stränge zu entdecken."

Ich habe nun auf diesen Bericht Jensen's hin die Spermatosomen von Vipera berus wiederholt auf das Genaueste untersucht, habe aber niemals ein derartiges Auseinanderweichen zweier dickerer Fäden wahrgenommen. Ich wüsste auch nicht, um welche Fäden es sich hier handeln sollte, da der feine Axenfaden, nach der Abbildung, welche Jensen giebt, von diesem Forscher jedenfalls bei Vipera noch nicht erkannt wurde. Ich muss daher diese Schilderung Jensen's als auf einer Täuschung beruhend erklären, welche vielleicht durch die starke Lichtbrechung der Geissel hervorgerufen wurde, vielleicht auch dadurch, dass sich zwei Samenfäden dicht neben einander gelagert hatten, wie ich

---

ben sind. Den Samenkörpern der Tagraubvögel gleichen die ebenfalls nur sehr kleinen Samenkörper der Nachtraubvögel (Otus vulgaris L., Otus brachyotus Gm.) in jeder Beziehung.

es gerade bei Vipera selbst einige Male gesehen habe[1]). Auch mit Bezug auf die Fig. 18 der Arbeit Jensen's, welche ein intaktes Spermatosom von Vipera darstellt, bemerke ich noch, dass sich das Hauptstück wohl nur höchst selten unter einem Winkel von dem Verbindungsstück abknickt; vielmehr setzt es regelmässig die spiraligen Biegungen des letzteren nach hinten hin fort.

Bei der Feinheit des Axenfadens und der schweren Isolirbarkeit desselben bei den Reptilien ist es kaum möglich, weiteren Aufschluss über die Struktur dieses axialen Gebildes zu erhalten. Es konnte mir daher auch nur gelingen, an dem schon an sich freien Theile desselben, dem Endstück, eine feinere Struktur nachzuweisen. Wie bei den Säugethieren (18), sah ich nämlich an den Spermatosomen von Lacerta, besonders aber von Anguis (Fig. 87, E) und Testudo mauritanica (Fig. 82, E) nach kurzer Maceration in 0,75 procentiger Kochsalzlösung häufig eine Spaltung des Endstückes meist in seiner ganzen Länge in zwei gleich lange Fädchen auftreten. Bei Testudo konnte ich auch noch einen weiteren Zerfall dieser Theilfäden feststellen (Fig. 85, E). Diese feinsten Fädchen sind nur dann sichtbar, wenn sie sich

---

1) Dasselbe Urtheil muss ich auch in Betreff der Mittheilung Jensen's (7, S. 10) über einen Zerfall der Geissel von Mergus serrator L. fällen: „An den vollständig entwickelten Samenfäden, die einer natürlichen Maceration unterlagen, wurde alsbald das kleine Mittelstück angegriffen, mit dem Erfolge, dass es sich in zwei neben einander liegende (in der Zeichnung, Fig. 17, sehr dick angegebene) Stränge trennte. Keiner der Stränge zeigte eine Spur von Spiralwindung, was sich leicht dadurch erklären lässt, dass die Stränge sehr kurz sind, so dass die Windung des einen oder des anderen bei der Maceration leicht verloren gehen konnte. Wenn beide Stränge zusammenliegen, sieht man einen dunklen Schatten ungefähr in der Mitte des Mittelstückes, der vielleicht eine Spiralwindung anzeigen dürfte. Die Blässe des Mittelstückes macht es doch äusserst schwierig, etwas mit Bestimmtheit zu entdecken. Gleichzeitig mit dem Erscheinen der Stränge des Mittelstückes traten auch die Stränge des Schwanzes sehr deutlich hervor, namentlich trennten sie sich leicht am vorderen, dem Mittelstücke zunächst liegenden Theil. Auch hier konnte keine Spiralwindung des einen Stranges um den anderen herum entdeckt werden, ohne Zweifel nur, weil die Stränge sich auf kürzere Strecken trennten.“ Die beigegebene Zeichnung (Fig. 17) schliesst meiner Ansicht nach die Möglichkeit aus, dass Jensen hier schon etwas von einer Theilung des Axenfadens gesehen haben könnte.

nach intensiver Färbung mit Gentianaviolett der Deckglasfläche dicht angelegt haben. Hieraus geht zur Genüge hervor, dass auch dem Axenfaden bei den Reptilien eine Zusammensetzung aus Elementarfibrillen zukommt.

Nach Allem besitzen die Samenkörper der Reptilien nicht allein in ihrer äusseren Form, sondern auch nach ihrer feineren Struktur eine sehr auffallende Aehnlichkeit mit den Spermatosomen mancher Vögel.

Litteraturverzeichniss.

1. P. Langerhans, Zur Anatomie des Amphioxus lanceolatus. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. 12. 1876. S. 329, 330.
2. E. Calberla, Der Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri. Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. 30. 1877. S. 455.
3. J. T. Cunningham, On the Structure and Development of the Reproductive Elements in Myxine glutinosa L. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXVII. 1887.
4. R. Leuckart, Artikel Zeugung in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. S. 833.
5. v. la Valette St. George, De spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. Bonnae 1878.
6. G. Hermann, Recherches sur la Spermatogénèse chez les Sélaciens. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie. Dix-huitième année 1882.
7. O. S. Jensen, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.
8. Derselbe, Recherches sur la spermatogénèse (Suite). La spermatogénèse chez Raja (Raja clavata L. und Raja vomer Fries). Archives de Biologie Tome IV. 1883.
9. Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. IV. 1852.
10. R. Wagner's Icones physiologicae. 1854. Tafel XXI.
11. F. Miescher, Die Spermatozoën einiger Wirbelthiere. Ein Beitrag zur Histochemie. Verhandlungen der naturf. Gesellsch. in Basel. 1878. Bd. VI.
12. W. His, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen. Leipzig 1873. S. 3 u. 4.
13. Fr. Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883.
14. Derselbe, Kleinere Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre. Müller's Archiv 1854. S. 327.
15. Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. Hamm 1857. S. 493, Fig. 240, D.

16. J. Brock, Untersuchungen über die Geschlechtsorgane einiger Muraenoiden. Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel. Bd. II, Heft IV. 1881.
17. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Theil I. Die Spermatozoën der Vögel. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 32.
18. Derselbe, Das Retzius'sche Endstück der Säugethier-Spermatozoën. Internationale Monatsschrift für Anatomie und Physiologie. Bd. VII, Heft VI. 1890. S. 211.
19. A. v. Brunn, Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwickelung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 23. 1884.
20. v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Dritte Mittheilung. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 27. 1886. S. 385.
21. Fr. Leydig, Die anuren Batrachier d. deutschen Fauna. Bonn 1877.
22. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. Bd. III. 1876—77.
23. J. N. Czermak, Ueber die Spermatozoïden von Salamandra atra. Ein Beitrag zur Kenntniss der festen Formbestandtheile im Samen der Molche. Gesammelte Schriften Bd. I, S. 16. Abgedruckt in der „Uebersicht der Arbeiten und Veränderungen der schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur im Jahre 1848. Breslau 1849." Ein Auszug in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1850. Bd. II. S. 350 ff.

    Die ebenso genaue, wie klare und bestimmte Darstellung Czermak's sowohl des Baues, wie auch der Bewegung der Samenelemente von Salamandra ist geradezu klassisch zu nennen.
24. G. Retzius, Zur Kenntniss der Spermatozoën. Biologische Untersuchungen. Jahrgang 1881. S. 77.
25. Spallanzani, Opusculus de physique animale et végétale. Tome II. Genève 1777.
26, J. L. Prévost et J. A. Dumas, Sur les animalcules spermatiques de divers animaux. Mémoires de la société de physique et d'histoire naturelle de Genève. Tome I. 1821.
27. Mayer, Froriep's Notizen. Bd. L. 1836.
28. Rud. Wagner, Fragmente zur Physiologie der Zeugung, vorzüglich zur mikroskopischen Analyse des Spermas. Abh. d. Königl. Bairischen Akademie d. Wissensch. Bd. II. 1837. S. 388.
29. Dujardin, Sur les zoospermes de la Salamandre aquatique. Annales des sciences naturelles. Tome X. 1838.
30. Pouchet, Théorie positive de l'ovulation spontanée et de fécondation. Paris 1847.
31. Duvernoy, Fragments sur les organes génito-urinaires des reptiles et leurs produits. Mémoires présentés par divers savants étrangers à l'académie des sciences. Tome XI. Paris 1848.

32. v. Siebold, Ueber undulirende Membranen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. II. 1850. S. 356.
33. Schweigger-Seidel, Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwickelung. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. I. 1865.
34. v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Zweite Mittheilung. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. III. 1867.
35. Th. Eimer, Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandl. der physicalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. N. F. VI. Band. 1874.
36. W. Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie von C. F. Th. Krause. Bd. I. 1876.
37. H. Gibbes, On the Structure of the Vertebrate Spermatozoon. Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XIX. N. S. 1879.
38. W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Theil. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.
39. O. S. Jensen, Ueber die Struktur der Samenkörper bei Säugethieren, Vögeln und Amphibien. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. I. 1886. S. 256.
40. E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Theil II. Die Spermatozoën der Insecten. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. L. Heft 3. 1890.
41. W. Flemming, Weitere Beobachtungen über die Entwickelung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 31. 1888.
42. F. Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 34. Heft 1.
43. O. S. Jensen, Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien. I. Säugethiere. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.
44. E. Ballowitz, Fibrilläre Struktur und Contraktilität. Vortrag, gehalten auf dem III. Congress der Anatomischen Gesellschaft zu Berlin am 12. Oktober 1889. Archiv für die gesammte Physiologie. Bd. XLVI. 1889. Vgl. auch die Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der III. Versammlung in Berlin 1889. S. 121.
45. Fr. Leydig, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.
46. Prenant, Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. La Cellule, recueil de Cytologie et d'Histologie générale. Tome IV. I Fasc. N. IV.
47. Derselbe, Remarques à propos de la structure des spermazoïdes et du récent travail de Ballowitz, Revue biologique du Nord de la France. Tome I. 1888—1889.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI u. XII.

Mit einigen Ausnahmen wurden die Figuren in demselben Grössenverhältniss gezeichnet, wie auf den Tafeln meiner ersten Arbeit (17); ich setzte einen jeden Theilstrich des Mikrometer-Okulars Nr. 2 von Winkel, mit welchen die Objecte bei Winkel, homogene Immersion $^1/_{24}$ mit ausgezogenem Tubus gemessen wurden und bei welchem dann jeder Theilstrich = 0,0009 mm wirklicher Objectgrösse ist, in der Zeichnung gleich 1 Millimeter.

Die Abkürzungen der Figuren-Bezeichnungen bedeuten:

K Kopf; G Geissel; V Verbindungsstück; H Hauptstück; E Endstück; Sst Spitzenstück des Kopfes; Af Axenfaden; Ek Endknöpfchen des Axenfadens; S Saum der Geissel; M undulirende Membran; Rf Randfaden der undulirenden Membran; Hf Hauptfaser; Ff Fibrillen.

Tafel XI.

Fig. 1—6. Raja clavata L.

Fig. 1. Spermatosom aus dem vas deferens, durch Osmiumsäuredämpfe fixirt. Hinterer Theil des Verbindungsstückes und vorderster Theil des Hauptstückes von einer cylindrischen Protoplasmamasse (P) umgeben.

Fig. 2. 3 Tage in 1%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt, dann Färbung mit Gentianaviolett. Hauptstück des Kopfes intensiv gefärbt, Spitzenstück (Sst) fast farblos. Das Verbindungsstück (V) zeigt eine etwas schräge gestellte Streifung.

Fig. 3—6. Vordere Geisselstücke, längere Zeit in 5%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt. Kopf abgefallen; Verbindungsstück uneben, durch die Maceration arrodirt, intensiv gefärbt; in Fig. 3 ist der Axenfaden (Af) desselben entblösst. In Fig. 3 und 4 sind die Umwickelungen der beiden Geisselfäden auf grössere Strecken ausgeglichen, so dass die Fäden, noch mit einander vereinigt, streckenweise parallel neben einander verlaufen.

Fig. 5. Beide Geisselfäden von einander getrennt.

Fig. 6. Der hintere Theil der Geissel in 3 Fäden getheilt; in der Nähe des Verbindungsstückes hat sich von dem einen Geisselfaden eine feinste Elementarfibrille (Fb) abgelöst.

Fig. 7—13. Aus dem Hoden des Störs.

Fig. 7. Durch Osmiumsäuredämpfe fixirtes und mit Gentianaviolett tingirtes Spermatosom. Endstück (E) deutlich.

Fig. 8. Desgleichen, nicht tingirt. Axenfaden im Verbindungsstück und Endknopf desselben am Kopfe sichtbar.

Fig. 9. Kopf abgefallen. Der grösste Theil des Verbindungsstückes bis auf das intensiv gefärbte schalenförmige Stück aufgelöst;

Axenfaden auf der Strecke des Verbindungsstückes und das Endknöpfchen desselben freigelegt. In der Mitte des Hauptstückes der Axenfaden (Af) auf eine grössere Strecke entblösst. Endstück (E) noch deutlich.

Fig. 10—13. 24 Stunden in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt.

Fig. 10. Kopf noch in Verbindung mit der Geissel. Vom Verbindungsstück nur noch ein Rest erhalten. Axenfaden entblösst, an drei Stellen in zwei gleichdicke Fäden getheilt.

Fig. 11. Vom Verbindungsstück nur noch ein Rest erhalten. Axenfaden fast in ganzer Länge in 3 Fäden zerlegt, von denen der eine (Fb) äusserst fein ist.

Fig. 12. Verbindungsstück völlig aufgelöst, so dass hier der Axenfaden ganz frei vorliegt; die beiden Hälften des Axenfadens wiederum in je zwei Fäden zerspalten.

Fig. 13. Axenfaden in 5 Fäden von ungleicher Dicke zerfällt, 3 davon äusserst fein.

Fig. 14—16. Spermatozoën vom Hecht, frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirt und mit Gentianaviolett gefärbt. Kopf, Verbindungsstück und Hauptstück, das letzere ohne Endstück, aber mit einem sehr deutlichen zarten Saume (S). In Fig. 15 hat sich der Saum (S) von rechts nach links umgefaltet, in Fig. 16 ist er an einer Stelle etwas von dem Geisselfaden abgetrennt.

Fig. 17—20. Acerina cernua L.

Fig. 17. Frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirtes und mit Gentianaviolett gefärbtes Spermatosom. An dem Hauptstück ein deutlicher Saum (S), welcher dem Endstück (E) fehlt. Kopf von der Fläche.

Fig. 18. Desgleichen. Kopf mit vorderem Geisselstück, von der Kante gesehen; der Eindruck, in welchen sich das Verbindungsstück einlagert, deutlich.

Fig. 19 u. 20. Kurze Zeit in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt, dann mit Gentianaviolett gefärbt.

Fig. 19. Axenfaden (Af) im vorderen Theile und

Fig. 20. Axenfaden im mittleren Theile des Hauptstückes von seiner Hülle befreit; Endstück (E) deutlich.

Fig. 21—23. Flussbarsch, Perca fluviatilis Rond.

Fig. 21. Frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirtes und mit Gentianaviolett gefärbtes Spermatosom. Hauptstück mit schmalem Saume (S), Endstück (E) deutlich.

Fig. 22, a und b. Desgleichen. Geisselenden mit dem Endstück.

Fig. 23. Kurze Zeit in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt. Axenfaden isolirt, am hinteren Ende in 3 Fibrillen auseinander gegangen.

Fig. 24—27. Spermatozoën von Zoarces viviparus Cuv.; 6 Stunden in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt.

Fig. 24. Verbindungsstück noch erhalten; das Ende der Geissel in zwei aufgerollte Fäden zerlegt.

Fig. 25. Geissel fast in ganzer Ausdehnung in zwei Fäden zerlegt.

Fig. 26. Die beiden Fäden nur noch am Kopfe mit einander im Zusammenhange.

Fig. 27. Die beiden Fäden wiederum in je zwei Theilfäden zerspalten.

Fig. 28—32. Spermatozoën vom Hecht; 4 Stunden in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt. Verbindungsstück aufgelöst, Kopf etwas gequollen. Der sehr feine Axenfaden von Hülle und Saum befreit und in ganzer Ausdehnung isolirt. In Fig. 28 u. 29 hat sich der Axenfaden auf Strecken, in Fig. 30 in voller Länge in 2 Fäden, in Fig. 31 und 32 in 3 feinste Fäden getheilt.

Fig. 33 u. 34. Spermatozoën vom Hecht, kurze Zeit in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt, dann mit Gentianaviolett gefärbt, nach der Färbung noch 2 Tage gelegen. Verbindungsstück aufgelöst; Kopf wieder entfärbt. Axenfaden freiliegend, auf Strecken in 2 Hälften getheilt. Endknopf des Axenfadens intensiv gefärbt, in Fig. 33 noch in dem Kopfe befestigt. In Fig. 34 ist der Kopf so gelagert, dass man den kreisförmigen Einschnitt sieht, aus welchem das Endknöpfchen (Ek) schon herausgetreten ist.

Fig. 35—37. Isolirte Spermatosomen-Köpfe vom Hecht, ohne Färbung nach 6stündigem Aufenthalt in 0,75%iger Kochsalzlösung untersucht.

Fig. 38—39. Spermatozoën-Köpfe vom Hecht, 24 Stunden in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt. Inhalt gequollen, so dass die intensiv gefärbte Rindenschicht hervortritt.

Fig. 40. Dasselbe von Perca fluviatilis Rond.

Fig. 41—44. Vorderer Theil der Spermatozoën vom Hecht. Nicht zu intensive Gentianafärbung nach vorheriger Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe. Insertion des Endknopfes im Kopfe.

Fig. 45. Desgleichen von Perca fluviatilis Rond.

Fig. 46 u. 47. Spermatozoën-Köpfe von Leuciscus rutilus L. Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe und intensive Färbung mit Gentianaviolett; die Präparate hatten sodann 3 Tage gelegen. Die Köpfe wieder völlig entfärbt; nur das Verbindungsstück (V) und der Endknopf des Axenfadens intensiv tingirt. In Fig. 46 der Kopf von der Fläche, in Fig. 27 von der Kante gesehen.

Fig. 48. Vordere Geisselenden der Spermatozoën von Perca fluviatilis Rond., von denen der Kopf und der grösste Theil des Verbindungsstückes bis auf den napfförmigen Theil abgefallen sind. Axenfaden mit seinem Endknöpfchen (Ek) auf der Strecke des Verbindungsstückes zum Theil isolirt.

Fig. 49—52. Köpfe mit den vorderen Geisselenden von Zoarces viviparus Cuv., nach Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe ohne

Färbung untersucht. Fig. 49 und 50 Köpfe von der Kante; in Fig. 51 blickt man auf die Wölbung der einen Seite, in Fig. 52 in die Conkavität der anderen Seite.

Fig. 53 a—d. Köpfe von Clupea harengus L. a und b frisch ohne Färbung untersucht; a Kopf von der Fläche, b im optischen Querschnitt; c nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparate; d nach kurzem Aufenthalte in 1%iger Kochsalzlösung; Kopf gequollen.

Fig. 54. Spermatosom aus dem Hoden von Pelobates fuscus, kurze Zeit in 0,75%iger Kochsalzlösung unter dem Deckglase macerirt. Geissel im vorderen Theile in 2 Fäden, am hinteren Ende in 4 Fasern von ungleicher Dicke zerlegt, darunter eine feinste Elementarfibrille (Fb).

Tafel XII.

Fig. 55. Spermatosom von Triton marmoratus, frisch durch Osmiumsäuredämpfe fixirt und mit Gentianaviolett gefärbt. p protoplasmatische Verdickung der Membran parallel und in der Nähe des Randfadens (Rf), von dem letzteren nur durch einen sehr schmalen Zwischenraum getrennt. Sst Spitzenstück mit Widerhaken (= dem „Spiess" von Retzius).

Fig. 56. Kopf und vorderes Geisselende von Triton taeniatus aus einem mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparate, welches längere Zeit gelegen hatte. Hauptstück des Kopfes ganz farblos geworden mit scharf hervortretenden Contouren. Spitzenstück ohne Hülle und Widerhaken, setzt sich in eine dunkle, scharf hervortretende, dem Randbezirke des Kopfes angehörende Linie fort. Verbindungsstück intensiv gefärbt, vorne convex und mit einem kleinen Zapfen versehen.

Fig. 57. Siredon pisciformis, 14 Tage in Wasser macerirt. Von dem Kopfe ist nur das vorderste Ende, der Innenkörper des Spitzenstückes, übrig geblieben. Starrer, nadelförmiger vorderer Theil, bisweilen mit einer leichten spindelförmigen Anschwellung und hinterer, biegsamer, fadenförmiger Theil (F) des Spitzenstückes. R ein Rest des vorderen Theiles des Hauptstückes des Kopfes, wohl der Rindenschicht desselben angehörend.

Fig. 58. Völlig isolirter „Spiess" (Innenkörper des Spitzenstückes) von Triton taeniatus, nach einer 13tägigen Maceration in Wasser. Sehr feines, starres, vorderes Ende und weicher, fadenförmiger, grösserer hinterer Theil (F) desselben; auf der Grenze zwischen beiden eine spindelförmige Verdickung.

Fig. 59. Triton helveticus; vorderes Geisselende mit dem Hinterende des Kopfes, frisch und ungefärbt untersucht. Nebenfaden (Nf) von dem Hauptfaden (Hf) durch eine sehr schmale hellere Linie abgegrenzt. L hell erscheinender Raum zwischen dem vorderen Ende des Nebenfadens und dem Hinterende des

Verbindungsstückes. Rf Randfaden der in ungefärbtem Zustande nicht erkennbaren Membran.

Fig. 60. Hinteres Geisselende von Triton helveticus, frisch und ungefärbt untersucht. Nf hinteres Ende des Nebenfadens; Hf Hauptfaser, welche sich nach hinten hin allein fortsetzt und sehr fein wird, um sodann mit der Randfaser (Rf) in Verbindung zu treten.

Fig. 61. Hinteres Geisselende von Siredon pisciformis; Gentianafärbung nach Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe. E deutlich abgesetztes Endstück; Hf Hauptfaden, sich nach hinten hin verschmälernd und mit dem Randfaden (Rf) in Verbindung tretend. Sts „Steuersaum" oder „Kielsaum" des Hauptfadens.

Fig. 62. Hinteres Geisselende von Salamandra maculosa, nach Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe Färbung mit Gentianaviolett. E Endstück nach Czermak und G. Retzius. Hf von der Hülle umgebene Hauptfaser. M zarter freier Rand der Membran zwischen dem Randfaden (Rf) und der Spitze des Endstückes.

Fig. 63—65. Triton cristatus, 7 Tage in Wasser macerirt, nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglas-Trockenpräparate. K hinteres Kopfende; von dem Verbindungsstück nur noch der Axenkörper (Ak) erhalten, in Fig. 63 und 64 noch im Zusammenhange mit der Mitte der hinteren Fläche des Kopfes, in Fig. 65 von derselben abgelöst.

Fig. 66—69. Siredon pisciformis, 10 Tage in Wasser macerirt; Zusammensetzung des Verbindungsstückes. Fig. 66 Verbindungsstück intakt; Fig. 67 und 68 die Rindenschicht arrodirt, in Fig. 68 so sehr, dass der Axenkörper schon sichtbar wird.

Fig. 69. Der Axenkörper des Verbindungsstückes nach völliger Auflösung der Rindenschicht isolirt, noch im Zusammenhange mit dem Axenfaden des Hauptstückes, von demselben aber durch das intensiv gefärbte Endköpfchen (Ek) getrennt.

Fig. 70. Triton alpinus, 2 Tage in Wasser macerirt, Gentianafärbung. Ein Stück der Geissel. Nebenfaden in Segmente (S) zerfallen.

Fig. 71. Triton taeniatus, 10 Tage in Wasser macerirt. Nach Auflösung der Membran hat sich der Randfaden der Hauptfaser dicht angelegt und ist streckenweise zu Oesen (Oe) zusammengeschnurrt. Protoplasmahülle und Nebenfaden in Segmente (S, S, S) zerfallen.

Fig. 72. Triton cristatus, 5 Tage in Wasser macerirt. Die Randfaser (Rf) hat sich an einer Stelle von der noch erhaltenen Membran (M) abgelöst und in 2 Fäden getheilt.

Fig. 73. Siredon pisciformis, 6 Tage in Wasser macerirt. Stücke aus der Mitte der Geissel. Membran aufgelöst, Randfaden (Rf) noch dem Hauptfaden (Hf) anliegend. Am oberen und unteren Ende, ebenso in der Mitte auf eine grössere Strecke hin, ist der Randfaden in 2 ganz gleich aussehende

Fädchen getheilt; in der unteren Hälfte der Randfaser an 2 Stellen eine Trennung in 3 feinste Fädchen.

Fig. 74. Triton cristatus, 7 Tage in Wasser macerirt. Isolirter Randfaden, im oberen Theile noch mit einem Reste der Membran (M) versehen. An 3 Stellen in 2—4 feinste Fibrillen gespalten; ebenso das untere Ende in 2 gleich lange Fädchen zerlegt.

Fig. 75. Triton cristatus, 7 Tage in Wasser macerirt. Axenfaden (Af) im hinteren Theile des Hauptfadens entblösst. Randfaden (Rf) nach Zerfall der Membran isolirt, nur noch im vorderen und hinteren Theile in 2 Fäden getheilt, von deren einem sich in der Nähe der Vereinigung des Axenfadens mit dem Randfaden noch eine feinste Fibrille (Fb) abgelöst hat.

Fig. 76. Siredon pisciformis, 6 Tage in Wasser macerirt. Mittlerer Abschnitt der Geissel. Die Oberfläche der Hauptfaser (Hf) zeigt eine feine und enge Querstreifung von alternirenden hellen und dunklen Linien. Die Membran ist verschwunden, die Randfaser (Rf) isolirt. Die letztere an mehreren Stellen in 2—5 feinste Fädchen aufgelöst. An zwei Stellen ist einer der Theilfäden durch die Präparation zerrissen, man sieht bei x x und x_1 x_1 die zusammengehörigen, freiabstehenden Enden.

Fig. 77. Triton cristatus, 10 Tage in Wasser macerirt. Axenfaden (Af) mit seinem Endknöpfchen (Ek) zum grössten Theile isolirt, nur noch mit Resten des Nebenfadens (Nf, Nf) versehen, welche z. Th., besonders am hinteren Ende, in Segmente zerfallen sind, z. Th. sich fadenartig abgelöst haben. Verbindungsstück, Membran und Randfaden verschwunden.

Fig. 78. Triton taeniatus, 15 Tage in Wasser macerirt. Von seiner Hülle völlig befreiter, isolirter Axenfaden mit Endknopf (Ek).

Fig. 79. Spermatosom von Vipera berus, durch Osmiumsäuredämpfe fixirt und mit Gentianaviolett gefärbt, 2 Tage nach der Tinktion untersucht. Hauptstück (Hst) des Kopfes wieder farblos geworden, Spitzenstück (Sst) intensiv gefärbt. Verbindungsstück scheinbar homogen, im hinteren Theile desselben ein Protoplasmaklümpchen (P).

Fig. 80. Spermatozoën-Geissel von Vipera berus, nach 6-tägiger Maceration in 0,75%iger Kochsalzlösung. Endknopf des Axenfadens deutlich. Querriffelung des Verbindungsstückes.

Fig. 81. Spermatosom von Coluber natrix, nach einem mit Gentianaviolett tingirten Deckglas-Trockenpräparat von mit 0,75%iger Kochsalzlösung diluirtem Sperma. Hauptstück des Kopfes etwas gequollen, Spitzenstück nicht verändert. Die engen und zahlreichen Spiralwindungen in der Hülle des Axenfadens auf der Strecke des Verbindungsstückes sehr deutlich.

Fig. 82—85. Testudo mauritanica.

Fig. 82. Spermatosom kurze Zeit in 0,75%iger Kochsalzlösung, dann Gentianafärbung. Endstück (E) gegabelt.

Fig. 83. Hauptstück der Geissel mit dem Endstück (E); an 2 Stellen der Axenfaden (Af) entblösst.

Fig. 84. Kopf und vorderes Geisselende nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Trockenpräparate. Spitzenstück (Sst) deutlich. Endknopf (Ek) und Axenfaden (Af) auf der Strecke des Verbindungsstückes sichtbar. Hülle des Verbindungsstückes aufgelöst.

Fig. 85. Hinteres Geisselende mit dem faserig zerfallenen Endstück.

Fig. 86—88. Anguis fragilis L.

Fig. 86. Ganzes Spermatosom, Fixirung durch Osmiumsäuredämpfe und Tinktion mit Gentianaviolett, 24 Stunden nach der Tinktion untersucht. Hauptstück des Kopfes (Hst) farblos geworden, Spitzenstück (Sst) davon scharf abgesetzt; Verbindungsstück (V) intensiv gefärbt. Endstück (E) deutlich.

Fig. 87. Zwei Geisselenden mit dem gabelig getheilten Endstück.

Fig. 88. Isolirte Geissel, 6 Tage in 0,75 $^0/_0$iger Kochsalzlösung. Querstreifung des Verbindungsstückes deutlich.

Fig. 89. Spermatosom von Lacerta agilis nach einem mit Gentianaviolett gefärbten Deckglastrockenpräparat. Hülle des Verbindungsstückes aufgequollen, Axenfaden mit dem intermediären Knötchen (i) deutlich. Die Hülle des Hauptstückes erhalten.

Fig. 90. Aus demselben Präparat Hauptstück des Kopfes (Hst) kugelig gequollen. Hülle des Verbindungsstückes aufgelöst. Axenfaden mit dem Endknopf (Ek) und dem intermediären Knötchen isolirt.

Fig. 91. Kopf und vorderes Geisselende von Psammodromus hispanicus. Hülle im Verbindungsstücke aufgelöst, so dass der Axenfaden freiliegt. Endknopf (Ek) und intermediäre Knötchen desselben (i) sichtbar.

Ueber die Caruncula lacrymalis des Menschen.

Von

Dr. Ludwig Stieda,
Professor der Anatomie in Königsberg i. Pr.

Hierzu Tafel XIII.

Von Seiten der Aerzte und der Anatomen ist der Caruncula lacrymalis (Augenwarze, Thränenwarze, Augenfleisch) nur ein sehr geringes Interesse geschenkt worden. Man hat sich im Allgemeinen damit begnügt, die Caruncula als ein Stück der äusseren Haut anzusehen und als eine von Bindehaut umgebene Hautinsel zu beschreiben.

Als einem Stück der äusseren Haut müssen der Caruncula auch die Bestandtheile der Haut zukommen. In den meisten Hand- und Lehrbüchern der Anatomie werden nun als Bestandtheile der Caruncula angeführt Haare, Talgdrüsen und Schweissdrüsen; einige wenige Lehrbücher melden nur von der Anwesenheit der Haare und Talgdrüsen, ohne der Schweissdrüsen Erwähnung zu thun.

Ueber die Anwesenheit von Haaren und von Talgdrüsen im Bereich der Caruncula lacrymalis sind alle Autoren vollkommen einig; in Betreff anderer Drüsen sind vereinzelte einander widersprechende Behauptungen laut geworden. Seit der Veröffentlichung einer die Caruncula beschreibende Abhandlung Waldeyer's werden als Bestandtheile der Caruncula Haare, Talgdrüsen und Schweissdrüsen aufgeführt. Im Gegensatz hierzu behauptet Wilh. Krause in seinem Handbuch der Anatomie, dass in der Caruncula lacrymalis keine Schweissdrüsen vorkommen, wohl aber sogen. accessorische Thränendrüsen Henle's.

Bei Gelegenheit von Untersuchungen, die ich vornahm um den Haarwechsel an den Cilien zu studiren, fertigte ich auch

eine Reihe von Präparaten der Caruncula lacrymalis an. Im Allgemeinen konnte ich die sehr sorgfältigen und genauen Ergebnisse Waldeyer's (Mikroskopische Anatom. der Cornea, Sklera, Lider und Conjunctiva im Handbuch der Augenheilkunde I. Band 1874 S. 233 ff.) durchaus bestätigen. Nur in einem Punkte aber kam ich zu einem anderen Resultat: nämlich in Betreff der neben den Haaren und Talgdrüsen vorkommenden drüsigen Gebilde. Dass neben den Talgdrüsen im Bereich der Caruncula noch andere Drüsen vorkommen, ist zweifellos, aber diese Drüsen sind keine Schweissdrüsen, weder gewöhnliche noch Moll'sche Schweissdrüsen, wie Waldeyer zuerst angegeben hat, sondern sind accessorische Thränendrüsen im Sinne Henle's. Es sind Drüsen, die im Gegensatz zu den Schleimdrüsen als seröse Drüsen zu bezeichnen sind. Da der Henle'sche Name accessorische Thränendrüsen meines Erachtens nicht bequem ist, so werde ich, dem Beispiele Toldt's, Waldeyer's und anderer Autoren folgend, die betreffenden Drüsen als Krause'sche Drüsen bezeichnen. Die in der Caruncula lacrymalis neben den Talgdrüsen vorkommenden Drüsen sind in allen Stücken den Conjunctival-Drüsen gleich: es sind keine Schweissdrüsen, sondern Conjunctival- oder Krause'sche Drüsen (acc. Thränendrüsen Henle's).

Es sei meine Aufgabe, diese Behauptung durch die nachfolgenden Zeilen näher zu begründen. Ehe ich die Resultate meiner eigenen Untersuchungen ausführlich mittheile, muss ich einige litterarische Bemerkungen vorausschicken.

Ich finde keine Veranlassung auf die Angaben der älteren Anatomen über die Caruncula lacrymalis zurückzugehen. Doch ist es nicht ohne Interesse zu lesen, was E. H. Weber in der Hildebrandt'schen Anatomie über die Caruncula mittheilt (Friedr. Hildebrandt's Handbuch der Anatomie des Menschen. 4. Aufl. Braunschweig 1832, S. 41). Es scheint mir daraus hervorzugehen, dass die Thatsache des Vorkommens von Haaren in der Caruncula lacrymalis erst spät allgemein anerkannt worden ist.

Weber schreibt: „Sie (die Caruncula lacrymalis) besteht aus kleinen Folliculis sebaceis, die an ihrer auswendigen Fläche sich öffnen und eine Feuchtigkeit absondern, welche von derselben Natur ist und denselben Nutzen leistet, den an den übrigen Stellen

der Augenlider die Feuchtigkeit der Meibom'schen Drüsen hat." Und in der Anmerkung dazu sagt er: „Morgagni, Advert. anat. I, § 12, S. 11 und Albin, Acad. annot. Lib. III, c. 8 sahen zuweilen die Thränencarunkel mit Haaren bewachsen. Dasselbe habe ich auch beobachtet." — Es muss hierbei ausdrücklich bemerkt werden, dass Weber von Schleimdrüsen in der Conjunctiva der Augenlider nichts weiss, er citirt Angaben von Müller und Stachers, die von Schleimdrüsen in der Conjunctiva reden, erklärt aber, die „Schleimdrüsen der genannten Autoren seien nichts als die sogen. „Papillen" der Conjunctiva."

C. Fr. R. Krause (Handbuch der menschlichen Anatomie, I. Bd., 2. Theil, 2. Aufl. Hannover 1842, S. 516) beschreibt die Caruncula lacrymalis wie folgt: „In der Plica semilunaris conjunctiva sind mehrere solcher Glandulae Meibomianae von geringerer Länge zusammengehäuft, welche einen im innern Augenwinkel hervorragenden röthlichen, von der Conjunctiva überzogenen, mit sehr feinen kurzen Haaren besetzten Körper, die Thränenkarunkel bilden." — Von andern Drüsen in der Caruncula ist nichts gesagt. Wohl aber heisst es bei Gelegenheit der Beschreibung der Conjunctiva (S. 514): An dieser Umbeugungsstelle der Conjunctiva sind die Schleimdrüsen am zahlreichsten und liegen in kleinen länglichen Häufchen beisammen, gegen den Rand der Tarsi hin schon mehr vereinzelt und sind in der hintern Fläche der Tarsi selbst nicht zu finden. Die meisten derselben messen $^1/_{26}'''$—$^1/_{16}'''$, die grösseren von der Form der Glandulae aggregatae moriformes aber $^1/_7'''$—$^1/_5'''$ und ihre Acini $^1/_{51}'''$—$^1/_{40}'''$."

Es ist dies unzweifelhaft die erste Beschreibung der Conjunctival- oder Bindehautdrüsen; es muss hiernach C. Krause als Entdecker der später von Henle accessorische Thränendrüsen genannten Drüsen bezeichnet werden.

Ueber diese Drüsen, deren Dasein angezweifelt worden war, veröffentlichte W. Krause, damals Stud. med. in Göttingen, eine Abhandlung (Ueber die Drüsen der Conjunctiva in der Zeitschrift für rationelle Medicin, Henle-Pfeiffer N. F. IV. Band, Heidelberg 1854, S. 337—341). Gegenüber den negativen Befunden anderer Autoren bestätigte W. Krause (jun.) die Existenz der durch C. Krause (sen.) entdeckten Drüsen. Er schreibt über die Resultate seiner Beobachtungen: „Es finden sich constant in

dem Uebergangstheil der Conjunctiva zwischen Bulbus und Tarsus traubenförmige Drüsen; am dichtesten gedrängt liegen sie in der Umschlagsfalte selbst, wo ihre Zahl 8—10 beträgt; sie nehmen von innen nach aussen an Häufigkeit und Grösse zu. Ausserdem sind sie über den ganzen Uebergangstheil einzeln in wechselnder Anzahl unregelmässig zerstreut; sie kommen auch dicht am Tarsus und 1—4 an der Zahl in der Caruncula lacrymalis vor." Auf die Bemerkungen Krause's in Betreff des feinen Baus der Drüsen näher einzugehen, ist keine Veranlassung; nur auf ein Resultat muss ich besonders hinweisen. Krause giebt an, dass die in Rede stehenden Conjunctivaldrüsen in anatomischer Beziehung vollkommen mit den Thränendrüsen übereinstimmen.

Es ist nun bemerkenswerth, dass die oben citirte Angabe W. Krause's über das Vorkommen traubenförmiger, den Thränendrüsen gleichenden Drüsen in der Caruncula lacrymalis vollkommen übersehen worden ist. In allen bezüglichen Hand- und Lehrbüchern ist — bis zum Erscheinen der oben angeführten Abhandlung Waldeyer's (1874) — immer nur das Vorkommen von Talgdrüsen und Haaren im Bereich der Thränenkarunkel erwähnt. Ich glaube nicht zu irren, wenn ich annehme, dass auch Waldeyer jene Notiz Krause's übersehen hat; sonst würde Wadeyer bei der grossen Sorgfalt seiner Beobachtungen und bei der eingehenden Berücksichtigung der einschlägigen Litteratur zweifellos den Unterschied zwischen seinen eigenen Resultaten (Auffinden von Schweissdrüsen in der Caruncula) und dem Resultate Krause's (traubenförmige Drüsen in der Caruncula) wenigstens kurz berührt haben.

Ich kann alle in den Hand- und Lehrbüchern befindlichen Beschreibungen der Caruncula lacrymalis, welche in den Zeitraum zwischen Krause's Abhandlung (1854) und dem Erscheinen der Abhandlung Waldeyer's (1874) fallen, ohne Weiteres übergehen. Alle Autoren schildern den Befund in der Caruncula lacrymalis übereinstimmend: „Haare und Talgdrüsen". Vielleicht müsste ich hier die eine Bemerkung einschieben, dass im Laufe dieses Zeitraumes glatte Muskelfasern innerhalb der Caruncula lacrymalis gefunden worden sind (H. Müller).

Waldeyer nun unterwarf die Caruncula lacrymalis einer eingehenden und sorgfältigen Untersuchung. In der oben schon citirten Abhandlung heisst es (S. 254): „Wir unterscheiden

an ihr (der Thränenkarunkel) 1. das Epithel, 2. papillär verzweigte Cutisfortsätze, in deren tiefen Buchten sich das Epithel nach abwärts senkt, 3. einzelne Züge glatter Muskeln (H. Müller), 4. einzelne quergestreifte Muskelfasern, 5. im Thal zwischen Carunkel und Bulbus eine sehr tiefe Bucht, von der aus das Epithel nach Art einer blinddarmförmigen Drüse sich in die Tiefe begiebt, 6. mehrere feine Haare mit relativ sehr grossen Haarbälgen und Haarbalgdrüsen, und endlich 7. einige grosse **modificirte** Schweissdrüsen von derselben Beschaffenheit, wie in der Lidkante. Bemerkenswerth ist für die letzteren, dass, wie erwähnt, immer ein Theil der Drüsengänge seine gewöhnliche Beschaffenheit bewahrt, während die übrigen jene vorher bei der Lidkante geschilderten Veränderungen erleiden.“ Bei Beschreibung der modificirten Schweiss- oder Knäueldrüsen der Lidkante heisst es (l. c. S. 238): „In den Endtubulis finden sich als Sekretmassen, feinkörnige Substanzen und dazwischen ganz blasse kugelige Körper von Eiweisstropfen. Dass diese Drüsen als modificirte Schweissdrüsen aufzufassen seien, lehrt ihr Verhalten in der Caruncula lacrymalis, wo man einen Theil der Endtubuli in der bei der Schweissdrüse gewöhnlichen Form, die andern in der besprochenen Weise verändert sehen kann. Ueber die Bedeutung dieser Drüsen lässt sich zur Zeit noch nichts Bestimmtes aussagen.“

So weit Waldeyer. Auf einige Einzelheiten der Schilderung Waldeyer's werde ich später noch zu sprechen kommen; hier hebe ich nur hervor, dass Waldeyer die in der Caruncula lacrymalis befindlichen drüsigen Gebilde als „modificirte Schweissdrüsen“ (Knäueldrüsen, Moll'sche Drüsen) bezeichnet.

Gleichzeitig (1874) mit der Abhandlung Waldeyer's erschien eine ausführliche Beschreibung der Conjunctiva von G. N. Ciaccio in Bologna (Osservazioni interno alla struttura della Conjunctiva umana. Bologna 1874. 40 S. mit 7 Tafeln. Sonderabzug aus den Tom. IV, Serie III delle Memorie dell' Accademia della Scienze dell' Instituto di Bologna). Der Verfasser unterscheidet zweierlei Conjunctivaldrüsen ihrer Lage nach: Glandule acinose tarso-congiuntivali, die in der Conjunctiva tarsi und zwar im Tarsalgewebe zwischen dem Orbitalrande derselben und dem Ende der Meibom'schen Drüse liegen, und Glandule acinose sotto-congiuntivali in der Uebergangsfalte. Bei

Gelegenheit der Beschreibung dieser, der eigentlichen Krause'schen Drüsen, meldet Ciaccio, dass eine oder zwei dieser Drüsen sich im Gewebe der Thränenkarunkel befänden. Die betreffende Stelle lautet im Original (S. 24): „La sede ordinaria di queste glandule che furono osservate la prima volta da C. Krause nel 1842, e del suo nome d'intitolano, è sotto à fornici della congiuntiva; ma talvolte anche se ne trova una o' due nel tessuto connettivo della caruncola lagrimali.“

Gegen die Behauptung Waldeyer's erhob sich sofort W. Krause. In seiner „Allgemeinen und mikroskopischen Anatomie“, Hannover 1876, S. 139 beschreibt er die Caruncula lacrymalis wie folgt: „Die Caruncula lacrymalis (—besteht—) aus Fettzellengruppen, einigen mit mehreren etwas grösseren Talgdrüsen ausgestatteten Lanugo-Härchen und einzelnen acinösen Drüsen.“ Und in einer Anmerkung fügt er hinzu: „Waldeyer (1874) scheint die von W. Krause (1854) beschriebenen acinösen Drüsen der Caruncula für modificirte Schweissdrüsen zu halten, erklärt das Gebilde für ein in den medialen Augenwinkel eingeklemmtes Stück der äussern Haut, das den Thränenabfluss verhindere und schreibt demselben quergestreifte Muskelfasern am medialen Rande bis zur Oberfläche, sowie nach H. Müller glatte Muskelfasern zu.“ Und weiter S. 140: „Die acinösen Drüsen der Conjunctiva sind von C. Krause 1842 entdeckt und in der 2. Auflage zuerst beschrieben. W. Krause (1854) hat sie für wässerige Flüssigkeit absondernde accessorische Thränendrüsen erklärt und solche, wie gesagt, in der Caruncula lacrymalis, sowie mitunter bis dicht an den Tarsus des obern Lides nachgewiesen.“

Dass Ciaccio die Drüsen in der Caruncula lacrymalis für acinöse erklärte, scheint Krause unbekannt geblieben zu sein.

Aber weder Ciaccio, noch Krause's Bemerkungen in Betreff der Drüsen und Caruncula fanden Verbreitung und Berücksichtigung; wohl aber wurden die Resultate Waldeyer's bestätigt. Sattler, der 1877 eine sehr ausführliche Abhandlung „Beitrag zur Kenntniss der modificirten Moll'schen Schweissdrüsen des Lidrandes“ (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XIII, Bonn 1877 S. 783—795) veröffentlichte, kommt auch auf die Thränenkarunkel zu sprechen. Die betreffende Stelle lautet: „In dieser — vorher beschriebenen —

Modification kommen die Schweissdrüsen nur am Lidrande vor und zum Theil mit Schweissdrüschen der gewöhnlichen Form gemischt in der Caruncula lacrymalis, auf welche letztere Lokalität Waldeyer zuerst aufmerksam gemacht hat. Und weiter heisst es S. 794: „Wenn wir zum Schluss noch einen Blick werfen auf die kleinen Knäueldrüsen der Augenlidbindehaut und der Caruncula lacrymalis, so finden wir sie von den gewöhnlichen Schweissdrüsen der meisten übrigen Regionen in nichts verschieden, als durch ihre geringen Dimensionen und das Fehlen der Muskelschicht.“ — Sattler bestätigt hiernach Waldeyer's Angabe vollständig: er findet in Caruncula lacrymalis Moll'sche Schweissdrüsen, daneben aber auch gewöhnliche kleine Schweissdrüsen, von denen Waldeyer nichts gemeldet hat. Sattler scheint die Resultate der Untersuchungen Krause's und Ciaccio's nicht gekannt zu haben. Es wird nirgends berücksichtigt, dass sich bereits gegen die Deutung jener Drüsen als Schweissdrüsen (Waldeyer) Einwände erhoben haben, insofern Krause (1876) und Ciaccio (1874) jene Drüsen als acinöse Drüsen auffassen, die den Krause-schen Conjunctivaldrüsen zu vergleichen sind.

Die Zahl derjenigen Forscher aber, welche die im Gebiet der Thränenkarunkel befindlichen Drüsen für acinöse halten, ist hiermit noch nicht beschränkt. C. Giacomini (Turin) schildert bei Gelegenheit einer Arbeit über die Plica semilunaris beim Neger auch die Caruncula lacrymalis. Er fand im Bereich der Plica semilunaris beim Neger (und auch selten bei Weissen) ein kleines Knorpelstück und in der Caruncula lacrymalis eine acinöse Drüse mit einem gewundenen Ausführungsgang, der auf der Höhe der Caruncula an die Oberfläche tritt. Auf der zweiten Tafel hat Giacomini die betreffende Drüse abgebildet. Ich kann es mir nicht versagen, die hierauf bezüglichen Zeilen der betreffenden Abhandlung mitzutheilen, zumal da Giacomini's Befund auch nicht gehörig berücksichtigt worden ist. In den Annotazioni sopra l'Anatomia del Negro 1. Cartilagine della piega semilunari nell' huomo Bianco, nel Negro, nell' Orang, nel Cercopitheco e nel Cinocefalo (Torino 1878, 39 pp. c. 2 tavoli, R. Accademia di Medicina di Torino) heisst es (S. 12): „Nel tessuto conettivo della caruncula lacrimali ho riscontrato una particolarità' che è ben dimostrato dalla Fig. 22 della tav. II K;

e questa particolarità' consisti nella presenza di una ghiandola, che per la conformazione e struttura si allontana dalle ordinarie ghiandole sebacee che si trovano in tale località. Essa sie presentava di figura ovale col massimo diametro che misurava poco più di un millimetro con un diametro trasverso di mezzo millim. Era una ghiandola a groppolo che presentava il suo canale escrettore tapezzato da epitelio cilindrico, della larghezza in medio di 50 micromill., il quale con andamento un po' tortuosa veniva ad aprirsi alla superficie della caruncula in mezzo allo sbocco di due follicoli pelosi. Anche questa à una disposizione che di riscontra non raramente nell' homo bianco, cine diremo piu avanti". Und weiter (S. 29), nachdem Giacomini an der plica semilunaris eine acinöse Drüse beschrieben hat, beschreibt er auch eine solche Drüse in der Caruncula lacrymalis: „Altra ghiandola pure a grappalo riuvensi nello spessore della caruncolo lacrimale di altro individuo, la quale era della natura di quella che abbiamo descritta nella nostra donña mora (madre). Queste due ghiandole appartenevano evidentemente alle ghiandole sotto-conguntivali di Sappey che vengono appunto considerato come rapresentante la ghiandolo d'Harder, la quale invece di essere riunito in un solo gruppo, nell' uomo sarebbe disseminata qua e cola al dissoto della conguntiva." — Auf die Erklärung Giacomini's, dass die fraglichen Drüsen als Harder'sche Drüsen anzusehen sind, gehe ich hier nicht ein; wohl aber betone ich, dass Giacomini in Uebereinstimmung mit Krause und Ciaccio die Existenz von acinösen Drüsen in der Caruncula lacrymalis bestätigt.

Schliesslich ist noch ein Forscher (Ferrucio Tartuferi in Bologna) zu nennen, der direct gegen Waldeyer's und Sattler's Befunde in Betreff des Vorkommens von Schweissdrüsen in der Caruncula lacrymalis aufgetreten ist. Der genannte Autor hat in einer vortrefflichen Abhandlung die Resultate seiner Untersuchungen über die Moll'schen Drüsen der Augenlider des Menschen und einiger Säugethiere mitgetheilt. (Le glandule di Moll studiate nelle palpebre del l'uomo e degli altri mammiferi e comparate alle tubolari cutanee — Archivio per le scienzi mediche Vol. IV, Nr. 5 S. 1—50 c. due tavol. Torino 1879.)

Tartuferi sagt ausdrücklich, er habe die Caruncula lacrymalis untersucht und im Gegensatz zu den Angaben Waldeyer's und Sattler's **keine** Schweissdrüsen gefunden, wohl aber acinöse

Drüsen, wie sie Krause zuerst beschrieben und Ciaccio bestätigt habe. Die betreffende Stelle lautet (l. c. S. 14): Le glandule di Moll nell' uomo come negli altri mammiferi trovansi tanto nella palpebra superiore che nella inferiore. Il Waldeyer et il Sattler affermano che existono commiste a glandule sudoripare anche nella caruncola lacrimale. Io non ho mai potuto vedere nè le prime nè le seconde, benchè con speciale accuratessa ricercassi in caruncole de individui di differenti età, ed estendessi le ricerche ed altri mammiferi. Oltre le ricchissime glandule, sebacee dei rudimentali peli che vi si osservano, io non vidi che quelle glandule acinose descritte anni indietro dal Krause, e recentemente dal Ciaccio. Queste glandule sono rare (una, due o tre) per solito bilobate fornite di ampio canali escretore, tapezzato da epitelio cilindrico."

Allein auch diese Notiz Tartuferi's scheint im Ganzen unbeachtet geblieben zu sein, nur Krause hat davon Kenntniss genommen. In seinen Nachträgen zur allgemeinen und mikroskopischen Anatomie (Hannover 1881) findet sich S. 51 als Zusatz zu S. 139: Caruncula lacrymalis; Tartuferi bestätigt, dass die Drüsen der Caruncula acinöse und keine Knäueldrüsen sind."

Da die Ansichten Krause's, Giacomini's, Ciaccio's und Tartuferi's gegenüber den Behauptungen Waldeyer's und Sattler's in Betreff der Caruncula nicht genügend bekannt geworden sind, so ist es nicht zu verwundern, dass seit Waldeyer's und Sattler's Veröffentlichungen in allen Hand- und Lehrbüchern als Bestandtheile der Caruncula lacrymalis neben den Haar- und Talgdrüsen Schweissdrüsen angeführt werden.

So lese ich in Klein & Smith's Erklärung zum Atlas of Histology, London 1880 S. 338: The caruncula lacrymalis contains in its loose deep tissue fait-cells, fine hairs, sebaceous glands and sweatglands similar in nature to Moll glands of the eyeliss." In gleicher Weise äussern sich Frey (Histologie, 5. Auflage 1876 S. 708), Schenk (Grundriss der normalen Histologie. 2. Bd. Leipzig 1885, S. 288 und 289), Ellenberger (Vergleichende Histologie der Haussäugethiere. Berlin 1887. S. 632) u. A. — Stöhr (Lehrbuch der Histologie. 3. Auflage. 1889. S. 241) schreibt: „Die Caruncula lacrymalis gleicht im feinern Bau der äusseren Haut (nur das Stratum corneum fehlt) und enthält

feine Haar-, Talg- und Schweissdrüsen." Kölliker (Handbuch der Gewebelehre, I. Bd. Leipzig 1889. S. 250) sagt: „Die Caruncula lacrymalis enthält nach Waldeyer Uebergangsformen zwischen Moll'schen und gewöhnlichen Knäueldrüsen."

Auch bei Schwalbe (Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane, Erlangen 1887, S. 250) finde ich, trotz der ausserordentlichen Genauigkeit, mit der alles litterarische Material zusammengetragen ist, nur die Angaben Waldeyer's und Sattler's berücksichtigt; die widersprechenden Ansichten Krause's u. A. sind nicht angeführt. In der Beschreibung der Caruncula lacrymalis heisst es: „Ihr Epithel gleicht auf den Abhängen dem geschichteten der Conjunctiva palpebrarum, wird aber auf dem Gipfel mehrschichtig (Waldeyer), Cutis und Unterhautbindegewebe gestalten sich wie bei der äussern Haut; letztere ist mit Fettdrüschen durchsetzt. Feine Härchen erheben sich an ihrem Gipfel, ihm gehören ansehnliche Haarbalg- und Talgdrüsen an. Auch modificirte Schweissdrüsen, welche den oben beschriebenen Moll'schen Drüsen gleichen, fehlen nicht."

Ich bin in Bezug auf den litterarischen Nachweis etwas ausführlicher gewesen, als es vielleicht dem Leser nothwendig erscheinen dürfte. Allein, da es sich hierbei um wenig oder gar nicht bekannt gewordene italienische Arbeiten Ciaccio's, Giacomini's und Tartuferi's handelt, so fühlte ich mich berechtigt, den Wortlaut der betreffenden Autoren genau wiederzugeben, um anderen Forschern, denen jene Abhandlungen nicht zugänglich sind, die Möglichkeit zu geben, sich selbst von der Thatsächlichkeit der Angaben zu überzeugen.

Ich wende mich nun zu den Resultaten meiner eigenen Untersuchungen.

Ich habe meine Untersuchungen nur an solchen Thränenkarunkeln angestellt, die in wässeriger Chromsäurelösung erhärtet waren; die aus solchen Präparaten in verschiedenen Richtungen angefertigten Schnitte wurden gefärbt, aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen, kurz in der allgemein üblichen Weise behandelt. Da gleichzeitig auch die Augenlider mit conservirt wurden, so konnten Controlschnitte gemacht werden, die sich zum Vergleich mit den Moll'schen Drüsen des Lides, sowie mit den Krause'schen Conjunctivaldrüsen als nothwendig erwiesen.

Eine Beschreibung der Caruncula lacrymalis, wie sie sich

am lebenden Menschen und an Spiritus-Präparaten ergiebt, brauche ich hier nicht einzuschieben. Doch bemerke ich, dass die feinen Härchen der Caruncula mit unbewaffnetem Auge selten wahrnehmbar sind.

An meinen Präparaten finde ich nun, wie ich bereits am Eingange dieser Abhandlung gesagt habe, im Gebiet der Thränenkarunkel keine Schweissdrüsen, weder modificirte Moll'sche (Waldeyer), noch gewöhnliche kleine (Sattler). Ich finde neben den Haar- und Talgdrüsen drüsige Gebilde von der Form, dem Aussehen und dem Bau der Krause'schen Conjunctivaldrüsen (access. Thränendrüsen Henle's), wie es Krause, Ciaccio, Giacomini und Tartuferi angegeben haben. So weit ich aus meinen Präparaten schliessen kann, existirt im Bereich der Caruncula nur eine solche Krause'sche Drüse: ich finde nämlich nur einen einzigen Ausführgang. Wohl aber finde ich an einzelnen Schnitten 2, auch 3 von einander getrennte Drüsenläppchen; wahrscheinlich vereinigen sich die Ausführungsgänge der einzelnen Drüsenläppchen zu einem Hauptkanal. Giacomini spricht von einer einzigen Drüse im Gebiet der Caruncula, Tartuferi von 1—3, Ciaccio von 1—2, Krause von 1—4. Da die genannten Autoren nicht angeben, dass sie den Gang jeder einzelnen Drüse bis an die Oberfläche der Caruncula verfolgt haben, so finde ich zwischen den Angaben der anderen Autoren und den Resultaten meiner eigenen Untersuchung keinen Widerspruch. Das, was jene Autoren als einzelne Drüsen bezeichnen, glaube ich als Läppchen bezeichnen zu müssen. Ich könnte daher auch sagen, es giebt 2—3 Drüsen, deren Ausführungsgänge zu einem grösseren Kanal sich vereinigen. Charakteristisch ist, dass sowohl die Ausführungsgänge der einzelnen Drüsen resp. Drüsenläppchen, als auch der Hauptgang ganz auffallend geschlängelt sind, nur so vermag ich mir zu erklären, dass ich stets Bruchstücke, Quer- oder Längsschnitte des Kanales antraf. Der Kanal hat eine trichterförmige, am Gipfel der Caruncula (cf. Fig. 2) gelegene Mündung.

In Bezug auf den feinen Bau der Drüsen vermag ich dem bisher über die Krause'schen Drüsen Bekannten eigentlich nichts Neues hinzuzufügen. Jeder Drüsenabschnitt, „Läppchen" erscheint auf Schnittpräparaten zusammengesetzt aus rundlichen, hier und da etwas länglich ausgezogenen, mit Epithelzellen angefüllten

Gebilden, die einen Durchmesser von 0,027—0,03 mm haben. Es sind das die sogen. Acini. (im Sinne der älteren Terminologie) oder Drüsenbläschen, die in verschiedenen Richtungen durchschnitten sind. Da die Acini wohl annähernd kugelige oder sphärische Körperchen sind, so müssen die Durchschnitte derselben mehr oder weniger rundlich sein. Hier und da finde ich auch längliche Kanäle, das sind Abflussröhren, die ein sehr deutliches Lumen wahrnehmen lassen und oftmals stark ausgedehnt erscheinen.

Nach Krause, Ciaccio, Tartuferi, Giacomini sind die Drüsen der Caruncula lacrymalis, ebenso wie die Krause'schen Conjunctivaldrüsen als acinöse zu bezeichnen. Nach Stöhr sind die Krause'schen Drüsen tubulös und noch Waldeyer acino-tubulös.

Es ist hier nicht die passende Gelegenheit zur allgemeinen Erörterung über die Beschaffenheit und die Eintheilung der Drüsen. Ich beschränke mich hier — indem ich mich an die alte Terminologie anlehne — auf die Behauptung, dass die fraglichen Drüsen der Caruncula, wie die Krause'schen Conjunctivaldrüsen und die Thränendrüsen acinöse und keine tubulösen Drüsen sind. — Das Bild, das die genannten Drüsen mir darbieten, entspricht weder der Ansicht einer einfach tubulösen aber gewundenen Drüse (Schweissdrüse), noch dem einer zusammengelegten und verzweigten tubulösen Drüse, wie es die Schleimdrüsen des Mundes aufweisen.

Die einzelnen Acini lassen eine bindegewebige Wand und ein Epithel erkennen. Die Wand besteht aus feinfaserigem, kernhaltigem Bindegewebe; hie und da macht es den Eindruck, als sei eine feste Membrana propria vorhanden. Das Epithel ist einschichtig; die einzelnen Zellen sind unregelmässig (Grösse etwa 0,013—0,017 mm) gestaltet; man wird die Form am besten noch als polyedrisch bezeichnen. Das Protoplasma der Zellen ist feinkörnig, trüb, der Kern verhältnissmässig gross, rundlich in der Mitte der Zelle gelegen.

Die einzelnen Acini sind entweder vollständig von den Epithelzellen ausgefüllt oder lassen ein kleines, enges Lumen erkennen. Hiernach sind die Drüsenacini so beschaffen wie die der Krause-schen Conjunctivaldrüsen — beide stehen der Beschaffenheit ihres Epithels nach den eigentlichen Schleimdrüsen fern und werden am Besten als seröse Drüsen oder als Eiweissdrüsen bezeichnet.

In denjenigen Kanälen, die als Ausführungsgänge angesehen werden müssen, ist die Wand dicker, eine deutliche Membrana propria ist vorhanden; das Epithel ist einschichtig und besteht aus hohen sog. Cylinderepithelzellen; bei starker Ausdehnung des Kanals in Folge von angesammeltem Sekret werden die nachgiebigen weichen Zellen comprimirt und flach, so dass mitunter der Kanal mit niedrigen Zellen ausgekleidet erscheint.

In dem grösseren Ausführgang ist die Wand des Kanals dicker und das Epithel zweischichtig, die untere Schicht enthält polyedrische, die obere längliche sog. Cylinderzellen. Je näher der Oberfläche der Cutis, um so mehr Zellenschichten liegen übereinander, bis schliesslich unmittelbar vor der Mündung das Epithel den Charakter des geschichteten Epithels der Caruncula lacrymalis annimmt; in der trichterfömigen Mündung selbst hat der Ausführungsgang keine eigentliche Wandung, sondern die Epidermis (Epithel), die die Caruncula bedeckt, begrenzt das Lumen (cf. Fig. 2c). Ich bemerke ausdrücklich, dass ich weder in der Wand der Acini, noch in der der Ausführgänge der oben beschriebenen Drüsen glatte Muskelfasern gefunden habe.

Ich darf mich nun aber mit der einfachen Behauptung, dass die beschriebenen Drüsen der Caruncula lacrymalis acinöse Krause'sche Conjunctivaldrüsen sind, nicht begnügen, sondern fühle mich verpflichtet, auf den besonderen Unterschied zwischen den genannten Drüsen und den Moll'schen Drüsen hinzuweisen.

Eine Moll'sche Drüse ist, wie eine jede Schweissdrüse, ein einfach, aber vielfach gewundener Kanal: ich verweise auf die Abbildungen, die sich bei Waldeyer, Moll, Tartuferi u. a. finden. Die Krause'schen Drüsen sind acinös: einem Hauptkanal sitzen kleine Seitenzweige mit kugeligen Bläschen (Acini) auf. Die Wand einer Moll'schen Drüse ist stark, besitzt glatte Muskelfasern; die Wand der Acini einer Krause'schen Drüse ist zart und enthält keine Muskelfasern. Das Epithel der Moll'schen Drüse ist im Allgemeinen als ein hohes zu bezeichnen, — ein Lumen meist deutlich sichtbar. Das Epithel der Krause'schen Drüsen ist unregelmässig, aus polyedrischen Zellen zusammengesetzt; ein Lumen oft nicht sichtbar. Die Moll'schen Drüsen münden in einen Haarbalg; die Krause'schen Drüsen münden frei an der Oberfläche.

In Betreff der anderen Bestandtheile der Caruncula lacry-

malis kann ich die vorher citirten sorgfältigen Beobachtungen Waldeyer's durchaus bestätigen. Die Thränencarunkel besteht aus einer bindegewebigen Grundlage und ist von Epithelschicht (Epidermis) überzogen. Die bindegewebige Unterlage verhält sich im Allgemeinen wie die Lederhaut, ist nach oben zum Epithel hin nicht völlig glatt und eben, sondern zeigt leichte Unebenheiten, die man immerhin als Papillen bezeichnen kann. Das Bindegewebe ist fibrillär, in der Tiefe reichlich durchsetzt von Fettzellen. Die oberste Schicht ist zu einer Grenzmembran geworden, die überaus deutliche, kleine feine Fortsätze zwischen die Zellen des Epithels hineinsendet. Bemerkenswerth ist, dass in einigen Karunkeln das Bindegewebe Pigment enthält, wie Waldeyer es auch für das Bindegewebe der Conjunctiva beschrieben hat. Im Allgemeinen findet sich Pigment in der Lederhaut der Menschen selten. Das Pigment findet sich in rundlichen, hie und da länglichen und mit Fortsätzen versehenen Zellen, ist feinkörnig, gelblich oder mehr bräunlich. Die Grösse der Pigmentzellen ist sehr wechselnd. An einzelnen Karunkeln sind die Zwischenräume zwischen den Fasern und Faserzügen angefüllt mit lymphoiden Elementen, so dass das Gewebe den Eindruck des adenoiden macht, wie sich dasselbe oft in der Conjunctiva palpebrarum wahrnehmen lässt.

Die Karunkel ist reichlich versehen mit Blutgefässen. Ueber Nerven und Nervenendigungen weiss ich nichts zu berichten. Regelmässig finden sich im Bereich der Karunkel glatte und quergestreifte Muskelfasern, deren Verlauf ich aber nicht verfolgen konnte. Ueber die Haare und die Talgdrüsen der Karunkel vermag ich nichts Neues anzugeben. In Betreff des Epithels muss ich einiges bemerken: Bei Waldeyer (l. c. S. 245) lese ich über das Epithel Folgendes: „Die oberen Zellen sind cylindrisch und heben sich leicht von den kleineren runden, welche in einfacher Lage darunter liegen, ab; so verhält es sich an den Abhängen des Karunkelhügels. Auf dem Gipfel desselben ist das Epithel dicker und mehrfach geschichtet, indem oben rundliche und pflasterförmige Zellen hinzukommen. Offenbar bewahrt der Gipfel die Eigenthümlichkeiten seiner Herkunft am treuesten."

Ich muss dieser Schilderung durchaus beistimmen: das Epithel der Caruncula lacrymalis (cf. Fig. 1 u. 2) ist als ein geschichtetes zu bezeichnen: die untersten Zellen sind länglich,

die darauf folgenden polyedrisch, die obersten Zellen sind platt. Dementsprechend ist auch die Gestalt der Kerne in den untersten Zellenlagen länglich, in den mittleren Zellenlagen rundlich und in den obersten Zellenlagen flach. — Medianwärts zum Bulbus hin wird das Epithel allmählich niedriger und schwächer, so dass keine scharfe Grenze zwischen dem Epithel der Caruncula und dem Epithel der Plica semilunaris sich findet. Zu erwähnen ist, dass mitunter die Epithelzellen körniges Pigment enthalten.

Bei einer Thatsache muss ich noch verweilen: bei dem Vorkommen von sog. Becherzellen im Epithel der Caruncula lacrymalis.

Bereits 1867 habe ich das Vorkommen von sog. Becherzellen zwischen den Epithelzellen der Conjunctiva palpebrarum beschrieben (Ueber den Bau der Augenlidbindehaut des Menschen. M. Schultze's Arch. für mikrosk. Anatomie. Bd. III 1867, S. 363). Ich habe damals die Gebilde als einzellige Drüsen (wie F. E. Schulze) aufgefasst, die die Aufgabe haben, Schleim zu produciren. — Waldeyer hat (l. c. S. 239) die Existenz dieser Becherzellen in der Conjunctiva bestätigt. Er sagt: „Eigenthümlich ist — — die reichliche Metamorphose der äusseren Epithelzellen zu grossen schleimführenden runden Körpern, welche nach Art der Becherzellen im Darm, hier zwischen den normalen Conjunctival-Epithelzellen als grosse blasige Körper vorspringen und sich auf allen Theilen der Conjunctiva, namentlich aber auf der Conjunctiva bulbi finden. Sie gewähren den Flächenpräparaten dieser Haut ein recht charakteristisches Aussehen.“ Und an einer anderen Stelle erklärt Waldeyer — wie ich es auch gethan — die Becherzellen seien normale Secretionsgebilde (l. c. S. 247).

Ich habe seither wiederholt Gelegenheit gehabt, in der Conjunctiva der Augenlider und jetzt in der Caruncula lacrymalis solche Becherzellen zu beobachten — aber, und das ist zu betonen, keineswegs an allen Augenlidern und an allen Karunkeln. Es ist mir daher sehr verständlich, dass andere Forscher auch keine Becherzellen gesehen haben und dass in Folge dessen die Kenntniss von der Existenz derartiger Becherzellen im Epithel der Conjunctiva wenig verbreitet ist. Ich weiss — ausser Waldeyer — keinen Forscher zu nennen, der jenen Bildungen der Cunjunctiva seine Aufmerksamkeit geschenkt hat; ich weiss insbesondere keinen Anatomen namhaft zu machen, der jene Gebilde

der Conjunctiva nochmals untersucht und gezeichnet hätte. Nur ein französischer Ophthalmologe, F. Poncet (de Cluny) hat jene sog. Becherzellen beschrieben und sehr gut abgebildet, doch hat er über die Natur derselben eine Ansicht ausgesprochen, die von der gewöhnlichen bedeutend abweicht. Poncet hält die massenhaft nebeneinander gelegenen sog. Becherzellen für Acini neugebildeter Drüsen (F. Poncet de Cluny, Du pterygion. Archives d'ophthalmologie p. p. Panas, Landolt et Poncet, Tome I, Paris 1881, Fig. 21—43). Ich komme auf diese Abhandlung Poncet's noch ein Mal zurück.

Ich habe nun, wie bereits gesagt, Becherzellen im Epithel der Bindehaut einzelner Augenlider beobachtet, aber keineswegs bei allen Lidern. Dieselbe Beobachtung machte ich bei Untersuchung der Thränenkarunkel: im Epithel einzelner Karunkel fand ich Becherzellen, aber nicht im Epithel aller. Ich fand keine sog. Becherzellen in dem Epithel der Conjunctiva und der Karunkel bei neugeborenen und bei sehr jugendlichen Individuen; ich fand keine Becherzellen bei einzelnen Erwachsenen. Bei einigen Erwachsenen fand ich wenige Becherzellen, bei anderen grosse Mengen sowohl im Epithel der Bindehaut der Lider, als im Epithel der Caruncula lacrymalis. Hier liegen die Becherzellen am Gipfel der Karunkel spärlich, dagegen in grossen Massen an den Abhängen, insbesondere zum Bulbus oculi hin.

Waldeyer erwähnt bei Gelegenheit der Beschreibung des Epithels der Caruncula der Becherzellen nicht, offenbar weil die von ihm untersuchten Karunkeln keine Becherzellen aufwiesen.

Die fraglichen Gebilde kommen nämlich nicht bei allen Individuen vor.

Die Gebilde kommen im geschichteten Epithel der Karunkeln und deren Umgebung einzeln oder in Gruppen vor. Die einzelnen liegen unregelmässig oder in kleinen Gruppen von zwei oder drei zerstreut oft in der Tiefe, oft in der Mitte, oft ganz oberflächlich; sie sind mehr rund (kugelig) oder etwas länglich (ellipsoidisch) und haben einen Durchmesser von 0,017—0,02 mm. Sie lassen eine sehr scharf contourirte, das Licht stark brechende Hülle (Theca) und einen homogenen, durchscheinenden Inhalt erkennen. Die Hülle färbt sich gewöhnlich gar nicht in Carmin, der Inhalt sehr schwach. Die Theca erscheint an einer Stelle be-

sonders verdickt; hier liegt der veränderte plattgedrückte Zellkern der Theca — Zellmembran — direct an.

An anderen Gegenden des Epithels, namentlich dort, wo dasselbe niedriger, das heisst, wo die Epithelschicht weniger mächtig ist, wie z. B. an den Abhängen der Caruncula, liegen die fraglichen Gebilde in Gruppen bei einander, so dass grosse entschieden drüsenähnliche Körper (Fig. 8 d''') gebildet werden, gerade so wie sie bei Poncet abgebildet sind. — Die Grösse einer Gruppe ist etwa 0,06—0,1 mm.

Dass dies keine Drüsen sind, liegt auf der Hand; sie haben keine bindegewebige Wand, kein Lumen, sondern sind allseitig eingeschlossen von den mannigfach gestalteten Epithelzellen.

Ich glaube nun nicht, dass man diese hier in der Caruncula lacrymalis (und in der Conjunctiva bulbi et palpebrarum) vorkommenden Gebilde mit den sog. Becherzellen im Epithel des Darmkanals, der Respirationsorgane u. s. w. (man vergleiche darüber die bezüglichen Arbeiten Eilhard Schulze's, List's u. a.) indentificiren darf, wie ich das (1867) gethan habe. Bei den sog. Becherzellen des Darmepithels handelt es sich um zellige Gebilde, deren Protoplasma flüssig geworden ist und deren Secret ausgestossen wird: die Becherzellen liegen so, dass an einer Stelle die Mündung des Bechers direct dem Sekret nach aussen zu treten gestattet. Man darf annehmen, dass die Becherzellen nicht ein Mal, sondern mehrere Male hintereinander ihren Inhalt ausstossen und denselben dann wieder erneuern können. Es sind dieselben als einzellige Drüsen, als normale Secretionsgebilde anzusehen.— Die vereinzelt der Oberfläche unmittelbar nahe gelegenen Gebilde im Epithel der Caruncula und Conjunctiva machen nun ganz entschieden auf den ersten Anblick auch den Eindruck der Becherzellen, zumal da man oft eine leere Theca zu sehen Gelegenheit hat. — Allein die in der Tiefe des Epithels mitten im Zellenlager des geschichteten Stratum befindlichen Gebilde scheinen mir nicht in die Kategorie der „Becherzellen" hineinzupassen.

Ich vermuthe, dass es sich um einen pathologischen Vorgang, um eine Degeneration der Epithelzellen, um eine Metamorphose des Zellenprotoplasmas handelt, die dahin führt, die Zelle zu vernichten. Ich möchte den Ausdruck „hyaline" Degeneration vorschlagen, um hierbei nur das Aussehen der Zellen

zu charakterisiren, ohne über die Beschaffenheit des Inhalts ein Urtheil auszusprechen. — Es gehen die einzelnen Zellen durch hyaline Metamorphose des Protoplasma, zu Grunde; denn dass eine solche hyalin gewordene Zelle schliesslich nach Berstung der Zellhülle (Theca) ihr Protoplasma entleert und damit verschwindet, unterliegt wohl keinem Zweifel. Dass es sich bei den fraglichen Gebilden um einen pathologischen (abnormen) Vorgang handelt, schliesse ich auch aus dem Befund, den Poncet (l. c.) beim Pterygium ermittelt hat, wenngleich ich mit der Deutung und Erklärung Poncet's nicht übereinstimme.

Poncet hat die normale Conjunctiva des Bulbus untersucht und beschreibt dieselbe wie folgt: „La muqueuse bulbaire, à ce niveau, ne contient pas de glandes de Henle, ni de papilles lymphoides. La stratification epitheliale est regulier sans déprêssions. Les sujets les plus sains present toujours quelques epithelieuses conjunctivales, colloïdes, hypertrophiés."

Beim Pterygium nun findet Poncet eine tiefgehende Veränderung des Epithels innerhalb der Falten und Unebenheiten des Pterygions — nämlich die Bildung von acinösen Drüsen, die er durch eine Zeichnung erläutert. Er sagt: „L'epithelium de la conjunctive a soubi sur toute la surface de replis des pterygion une modification profondu. — La disposition du pterygion dans cette coupe transversale est tres sinueuse. — Entré les sinuosités, les elements affectaient veritablement la disposition de glande en grappe, de telle sortu, qu'on repli formait une cavité principale renfermant une quantité d'acini. Les epitheliums, placés en acini ont subi une modification de forme et du contenu. Ils ne se colorent plus en rose, en très legerement, par le carmin; ils sont devenus cubiques, quelquefois même caliciformes; ils sont hypertrophiés, leur conténu est transparent, granuleux et s'epanche soit dans une petit lumière centrale commune a l'acini, soit dans le repli. Il est interessant de voir les degenerescencès survenues de par cette hypertrophie de quelques cellules, dans les epitheliums voisins. Entre les acini eux mêmes, les elements ont été tellement comprimes, qu'ils sont aplates et reduits à de fines striés, où avec un très fort grossissement, il est encore possible de reconnaître on noyau."

Die von Poncet gelieferte Beschreibung, sowie die Figur 3 seiner Tafel I ist gewiss richtig, aber jene beschriebenen Gebilde

sind nimmermehr acinöse Drüsen, sondern es sind Gruppen degenerirter Epithelzellen, die zum Untergang bestimmt sind; es sind Haufen von Epithelzellen, in denen Protoplasma hyalin metamorphosirt ist.

Uebrigens bemerkt Poncet, dass er auch bei sonst gesunden Individuen vereinzelte veränderte Epithelzellen — er nennt sie „colloidès hypertrophiées", in der Conjunctiva gesehen hat. — Bei völlig gesunden Individuen gehen vielleicht nur einzelne Zellen auf diese Weise zu Grunde; in krankhaft veränderter Bindehaut aber werden massenweise die Epithelzellen durch hyaline Metamorphose vernichtet.

Vielleicht besteht zwischen den normalen Secretionsgebilden, die wir Becherzellen nennen, und diesen hier in der Conjunctiva auftretenden hyalinen Metamorphosen ein Zusammenhang?

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII.

Fig. 1. Aus einem Schnitt durch eine Caruncula lacrymalis bei c. 60-facher Verprösserung gezeichnet.
- a. Läppchen einer Krause'schen Drüse; in der Mitte ist ein grösserer Kanal sichtbar, der von rundlichen Acini umgeben ist.
- b. Der erweiterte Ausführungsgang.
- b′, b″. Stücke des Ausführungsganges.

Fig. 2. Aus einem Schnitt durch eine Caruncula lacrymalis bei c. 60-facher Vergrösserung gezeichnet.
- b′, b″. Stücke des Ausführungsganges.
- c. Die trichterförmige Mündung des Ausführungsganges.

Fig. 3. Einige Acini einer Krause'schen Drüse der Caruncula bei c. 350facher Vergrösserung.

Fig. 4. Epithel des Ausführungsganges: zwei Schichten sind vorhanden.

Fig. 5. Geschichtetes Epithel der Caruncula lacrymalis. Vergr. 350, bei d, d″ sind veränderte Epithelzellen bemerkbar, bei d‴ eine Gruppe von 6 Zellen.

Fig. 6. Veränderte Epithelzellen aus der Caruncula. Vergr. 350 bei der Betrachtung von oben her.

Fig. 7. Geschichtetes Epithel vom Abhang der Caruncula. Vergr. 350, bei d″ vereinzelte hyalin veränderte Zellen, bei d‴, d‴ Gruppe von veränderten Zellen.

Ueber den Nachweis des Mucins in Geweben mittelst der Färbemethode.

Von

Prof. H. Hoyer in Warschau.

Seit Einführung der Theerfarbstoffe in die histologische Technik sind dieselben wiederholt auch für die Tinction von mucinhaltigen Gebilden in Anwendung gebracht worden. Ihre Bedeutung für den Nachweis des Mucins hat man sehr bald erkannt und in neuester Zeit sogar den Versuch gemacht, einen Theil derselben geradeswegs als mikrochemische Reagentien auf Mucin zu verwerthen. Eine systematisch durchgeführte vergleichende Prüfung der von verschiedenen Seiten empfohlenen Präparate wird aber noch vermisst. Die nachfolgenden Blätter bieten einen Versuch zu festerer Begründung der Mucinfärbungsmethode. Die mittelst derselben erzielten Resultate werden einen Anhalt gewähren für die Abschätzung der Verwerthbarkeit dieser Methode bei der Erforschung der Secretionsvorgänge.

Den Anstoss zu vorliegender Arbeit erhielt ich bereits vor längerer Zeit, als ich mit Delafield'scher Hämatoxylinlösung gefärbte Schnitte von Kehlkopf- und Nasenschleimhäuten wiederholt untersuchte und charakteristische Färbungen von Becherzellen und Schleimdrüsen in denselben wahrnahm. Besonders interessirten mich vereinzelte intensiv gefärbte Zellen, welche zwischen ungefärbte Zellen in „serösen Drüsen" eingestreut waren. Ausserdem machte sich eine auffällige Metachromasie in der Färbung der schleimhaltigen Elemente bemerkbar, welche durch einen mehr bläulichen Ton von dem violetten des umgebenden Gewebes sich abhoben. Bei Anwendung von Safranin erhielt ich in den schleimhaltigen Theilen derselben Membranen die mir seit langem wohlbekannte orangerothe Färbung des Mucins im Gegensatze zur carminrothen der Kerne und des Protoplasmas. Die mittlerweile erschienenen Arbeiten von Paulsen[1]) trugen das Weitere

1) Paulsen, Archiv für mikr. Anat. Bd. 26, 1886 und Bd. 28, 1886. — Zeitschr. für wiss. Mikroskopie, Bd. 2, 1885, S. 520.

dazu bei, in mir die Ueberzeugung zu befestigen, dass in der Färbemethode ein Mittel gegeben sein dürfte zum sicheren Nachweise des Mucins in histologischen Elementen. Alle Versuche, die wahrgenommene Mucinreaction des Hämatoxylins ausgiebiger zu verwerthen, schlugen jedoch fehl; die charakteristische Metachromasie vermochte ich nicht mehr zu erzielen, auch erwies sich die Hämatoxylinfärbung als nicht ausreichend empfindlich und zuverlässig. Mit Hinsicht auf die ziemlich umfangreiche, die Mucinfärbung betreffende Literatur unternahm ich nun eine Prüfung der von verschiedenen Autoren empfohlenen Farbstoffe, sowie der mir zu Gebote stehenden ziemlich reichen Präparatensammlung und gelangte dabei sehr bald zu Resultaten, welche eine specielle Bearbeitung des betreffenden Gebietes sehr wünschenswerth erscheinen liessen. Die Resultate der langen Untersuchungsreihe, welche meine Thätigkeit über ein Jahr unausgesetzt in Anspruch genommen hat, habe ich auf den zunächst folgenden Seiten niedergelegt; am Schlusse werde ich dann eine Uebersicht über die Resultate meiner Vorgänger auf demselben Gebiete nachfolgen lassen.

Schon im Beginne meiner Arbeit gelangte ich sehr bald zu der Ueberzeugung, dass das Mucin in Schleimdrüsen und Becherzellen verschiedener Thiere nur durch die sogenannten basischen Theerfarbstoffe, welche P. Ehrlich[1]) zuerst von den sauren Farbstoffen unterschieden hat und die weiterhin durch Weigert[2]) als specifische Bacterienfarbstoffe charakterisirt worden sind, mehr weniger intensiv gefärbt werden, während die sauren Farbstoffe in dieser Hinsicht sich als fast ganz wirkungslos darstellen. Demnächst versuchte ich, gut haltbare in Balsam eingeschlossene Dauerpräparate herzustellen, da die Färbungen in Glycerin und anderen wasserhaltigen Einschlussmitteln sehr schnell verblassen, ausserdem hebt sich in letzteren die Mucinfärbung nicht ausreichend scharf ab von der in gleicher Nuance und in stärkerer Sättigung sich conservirenden Färbung der Kerne und der protoplasmatischen Substanzen. Beim Extrahiren mit Alcohol wird

1) Ehrlich, Archiv für Anat. u. Physiol., Physiol. Abthlg. 1879, S. 167 u. 572.

2) C. Weigert, Zur Technik der mikroskopischen Bacterienuntersuchungen. Archiv für patholog. Anatomie u. Physiolog. Bd. 84, 1881, S. 275.

der Farbstoff dem Gewebe meist stark entzogen und gleichzeitig blasst auch die vorher intensive Mucinfärbung so stark ab, dass sie wohl für Herstellung schöner Demonstrationspräparate, aber keineswegs für den sicheren Nachweis des Mucins verwerthet werden kann. Bessere Resultate lassen sich zwar erreichen, wenn man mit gesättigten wässerigen Lösungen stark überfärbt und die Einwirkungsdauer des Alcohols möglichst abkürzt, aber die auf diese Weise hergestellten Präparate fallen im Allgemeinen zu ungleichmässig aus und gewähren keine Grundlage zu einem entscheidenden Urtheil über das Vorhandensein von Mucin überhaupt, da die Nuance desselben von der Färbung der Kerne und des Protoplasmas nicht wesentlich differirt, geschweige denn zu einer wenn auch ganz oberflächlichen Schätzung der relativen Quantität des Mucins.

Folgende basische Farbstoffe lieferten mir in mehr weniger concentrirter wässeriger Lösung recht hübsche Mucinfärbungen, ohne jedoch den oben formulirten Anforderungen zu genügen: Salz- und salpetersaures Rosanilin, sowie das gewöhnliche Fuchsin des Handels, das von Grübler bezogene „neutrale Fuchsin n. Unna“, das Magentaroth und das echte Magdala; ferner das Jodgrün, Methylgrün, Methylgrün 00, Dahlia, Methylviolett, Gentianaviolett, Jodviolett, Crystallviolett, Victoriablau u. a. Das dem Triamidobenzol (Bismarckbraun) nahe stehende Diamidoazobenzol (Chrysoidin) und die ebenfalls basischen gelben Farbstoffe, das Auramin und Chrysanilin (Phosphin), färben zwar auch das Mucin intensiver als das Protoplasma, stellen aber nur sehr wenig wirksame Farbstoffe dar.

Die sauren Farbstoffe tingiren wohl meist recht schön die Kerne, das Protoplasma, die Muskelfasern und zum Theil auch das Bindegewebe, lassen dagegen das Mucin entweder ganz ungefärbt oder bewirken höchstens eine ganz schwache Tinction, welche gegen die des umgebenden Gewebes ganz in den Hintergrund tritt. Von sauren Präparaten habe ich eine ziemlich lange Reihe durchgeprüft, erwähne aber hier nur einen Theil derselben, welche als gute Farbstoffe mehr in Aufnahme gelangt sind, so die Rosanilinsulfosäure (Säurefuchsin), mehrere Phtaleïne (die Eosine, Fluoresceïn, Rose bengale, Phloxinroth), verschiedene Azofarbstoffe (Echtroth, Bordeaux R., Croceïn, Bibricher Scharlach, Congoroth, verschiedene Tropaeoline, sowie als „Orange“ und Aurantia be-

zeichnete gelbe und orangefarbene Präparate, Metanilgelb). Ausserdem erhielt ich in Bezug auf Mucinfärbung negative Resultate mit Corallin, Orceïn, Coccinin, Kernschwarz, sowie mit einem Ersatz für Magdalaroth und anderen neuen Handelspräparaten.

Die so mannigfach variirten Carminlösungen zeigen sämmtlich ein mit den sauren Theerfarbstoffen wesentlich übereinstimmendes Verhalten, während die verschiedenen von mir geprüften alaunhaltigen Hämatoxylinlösungen in ihrer Verwandtschaft zu Mucin viel Analogie darbieten mit den basischen Theerfarbstoffen. Wie wir in der Literaturübersicht ersehen werden, ist die mucinfärbende Eigenschaft der Hämatoxylinlösungen von vielen Forschern constatirt, von anderen jedoch nicht wahrgenommen worden. Ich glaube diese divergenten Erfolge den verschiedenen Reifungszuständen der Lösungen zuschreiben zu müssen, zumal auch die erwähnte metachromatische Tinction durch die demselben Gefässe entnommene Lösung in späterer Zeit nicht mehr erzielt werden konnte. Von der im Obigen aufgestellten Regel in der Wirkungsweise der Theerfarbstoffe habe ich bisher keine Ausnahmen nachzuweisen vermocht. Zwar glaubte ich in einigen Fällen solchen Abweichungen begegnet zu sein, wie sich jedoch bei näherer Nachforschung herausstellte, waren theils Verwechselungen erfolgt bei der Expedition der Präparate, theils hatte ich einige an und für sich wenig wirksame basische Farbstoffe (z. B. Chrysoidin) in zu starker Verdünnung in Anwendung gebracht.

In der ganzen Reihe der von mir geprüften mucinfärbenden Präparate erwiesen sich wenige als völlig zuverlässig oder charakteristisch. Vor Allem lieferte das als basischer Farbstoff bereits allgemein bekannte und in mannigfaltiger Weise vielfach verwerthete Methylenblau in mucinreichen Gebilden auch bei Anwendung stark verdünnter Lösungen ständige und intensive Tinction des schleimigen Secretes, welche durch längere (selbst mehrtägige) Einwirkung von Alcohol nur theilweise oder höchstens nur unvollständig extrahirt wird. Die damit intensiv dunkelblau tingirten Elemente heben sich von dem durch Alcohol stark entfärbten umgebenden Gewebe sehr prägnant ab. — Aehnliches Verhalten bietet das stark basische Triamidoazobenzol oder Phenylenbraun, welches ebenfalls in stark verdünnten Lösungen intensive und gegen Alcohol sehr widerstandsfähige Mucintinction liefert und schon früher von List zur Färbung der

Becherzellen, von Nordmann für Mastzellen angelegentlich empfohlen worden ist. Die intensive dunkel roth-braune Färbung mit „Bismarckbraun“ oder „Vesuvin“ tritt jedoch nur an solchen Elementen deutlich zum Vorschein, welche grössere Mucinmengen enthalten. Das Safranin erzeugt, wie Paneth und Steinhaus an Becherzellen (noch viel früher Ehrlich an Mastzellen) wahrgenommen haben, eine metachromatische sehr charakteristische Färbung des Mucins: in dem leicht rosa tingirten Gewebe mit rubinrothen Kernen heben sich die mucinhaltigen Elemente durch eine mehr weniger gesättigte orangefarbene Nüance ab. Bei wiederholter Anwendung erweist sich diese Färbung jedoch als eine höchst capriciöse, von vielen unberechenbaren Nebenwirkungen beeinflusste und zu wenig empfindliche, so dass im Ganzen nur sehr unbeständige Resultate erzielt werden können; die Fixirungsmethode der zu untersuchenden Objecte erscheint beim Safranin einen ganz besonderen Einfluss auszuüben auf die Production der charakteristischen Färbung, welche meist auch nur in mucinreichen Elementen zum Vorschein kommt. Das Safranin kann somit als eines der Hülfsmittel für den Nachweis des Mucins mit zu Rathe gezogen werden und bietet vermöge seiner Metachromasie sogar eine recht charakteristische „Reaction“ für dasselbe, aber neben demselben müssen stets auch die beiden anderen vorerwähnten Präparate zur Controlle in Anwendung gebracht werden. Mehrere zu verschiedener Zeit und aus verschiedenen Quellen bezogene Handelssorten des Präparates, sowie das von Adamkiewicz für Rückenmarksfärbung empfohlene Safranin 0 haben mir wesentlich übereinstimmende Resultate geliefert.

Bei der von mir vorgenommenen Durchmusterung meines Vorrathes von Theerfarbstoffen stiess ich sehr bald auf ein Präparat, durch welches meine Aufmerksamkeit sofort vorwiegend gefesselt wurde. Es war dies ein in der Histologie bisher nicht verwertheter basischer Farbstoff, welcher nicht nur in verdünnter Lösung eine gegen Alcohol sehr widerstandsfähige Tinction des Mucins bewirkt, sondern auch durch eine sehr auffällige Metachromasie eine höchst charakteristische Mucinreaction darbietet. Dieses höchst interessante in den Lehrbüchern und betreffenden Monographien als Thionin oder Lauth'sches Violett bezeichnete und seiner chemischen Constitution nach sicher charakterisirte Product findet bisher keine directe Verwerthung in der Farben-

industrie. Dasselbe ist zum ersten Male von P. Ehrlich zur Färbung der lebenden Nervensubstanz in gleicher Weise und mit gleichem Erfolge, wie das Methylenblau in Anwendung gebracht worden [1]) und durch seine Gefälligkeit ist eine Probe davon in meine Hände gelangt. Herrn Dr. Mayzel, Assistenten am histol. Laboratorium der Warschauer Universität, war nämlich vor mehreren Jahren bei einem Besuche in Berlin von Herrn Prof. Ehrlich das Thionin als bemerkenswerther Farbstoff empfohlen und zu Anstellung von Versuchen auch eine reiche Quantität davon überlassen worden; dieselbe wurde demnächst von Herrn Mayzel mir zur Disposition gestellt. Als ich nun bei meinen Untersuchungen die so schätzbaren mucinfärbenden Eigenschaften des Thionins kennen gelernt hatte, gestattete mir auf eine betreffende Anfrage Herr Prof. Ehrlich in zuvorkommendster Weise, von der Verwerthung des Thionins für eine wissenschaftliche Publikation uneingeschränkten Gebrauch zu machen. Er selbst hatte bereits früher die metachromatische Färbung bei Anwendung des Thionins auf die amyloide Substanz kennen gelernt. Der ungemeinen Gefälligkeit und liebenswürdigsten Zuvorkommenheit dieses verdienten und auf dem Gebiete der histologischen Färbetechnik so bewanderten Forschers verdanke ich auch die Informationen über die Literatur des Thionins, über verschiedene die Farbenchemie betreffende Fragen, sowie eine ganze Reihe von Proben neuer, in der histologischen Technik bisher noch gar nicht verwertheter Farbstoffe, welche unten näher besprochen werden sollen, nebst Aufschlüssen über deren Constitution, Bezugsquellen u. dgl. m. Durch den Austausch der Ansichten in einem lebhaft geführten Briefwechsel hatte ich Gelegenheit, die weiter unten zu entwickelnden Anschauungen fester zu begründen und zum Theil auch zu rectificiren, sowie die Anerkennung zu erhalten für die überzeugende Sprache der von mir übersandten Präparate. Für dieses alles fühle ich mich Herrn Prof. Ehrlich zu aufrichtigstem Danke verpflichtet.

An Schnitten mucinhaltiger Organe, die vermittelst der unten näher beschriebenen technischen Methoden hergestellt waren, erhielt ich auch mit stark verdünnten wässerigen Thioninlösungen

---

1) P. Ehrlich, Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsche medicin. Wochenschr. 1886, Nr. 4.

ständig eine höchst charakteristische Doppelfärbung: das Gewebe, Zellprotoplasma und die Kerne erschienen schön hellblau gefärbt, während der schleimige Inhalt der Elemente (Becher- und Drüsenzellen) eine intensive roth-violette Färbung zeigten, welche von der blauen Grundfarbe sehr auffällig sich abhob. Bei sehr kurz bemessener Dauer der Einwirkung der Farblösung erscheint das umgebende Gewebe ganz blassblau, so dass nur die schleimhaltigen Theile durch ihre intensive Färbung in dem Schnitte sich deutlich markiren; verlängert man dagegen die Farbwirkung über 10 und mehr Minuten hinaus, so nimmt auch das Grundgewebe eine gesättigtere blaue Färbung an, von welcher jedoch die rothviolette Nüance des Mucins immer scharf differirt. Bei Anwesenheit grösserer Mengen des letzteren bleibt diese charakteristische Metachromasie nie aus, aber auch geringe Spuren desselben werden meist noch deutlich annoncirt.

Seiner chemischen Constitution [1]) nach ist das Thionin mit dem Methylenblau nicht nur nahe verwandt, sondern bildet im Grunde die Muttersubstanz des letzteren. Beide so werthvollen Farbstoffe gehören zur Gruppe der Indamine und zwar der auch als Lauth'sche Farbstoffe bezeichneten schwefelhaltigen Derivate derselben. Beide werden in reinem Zustande als Chlorhydrate hergestellt. Die Formel des Thionins stellt sich folgendermassen dar:

$$\mathrm{N}\begin{array}{l} \diagup \mathrm{C_6H_3-NH_2} \\ \qquad\quad \rangle\, \mathrm{S} \\ \diagdown \mathrm{C_3H_3-NH_2} \\ \qquad\qquad\quad \diagdown \\ \qquad\qquad\quad \mathrm{Cl} \end{array}$$

die des Methylenblaus:

$$\mathrm{N}\begin{array}{l} \diagup \mathrm{C_6H_3\ \ N(CH_3)_2} \\ \qquad\quad \rangle\, \mathrm{S} \\ \diagdown \mathrm{C_6H_3-N(CH_3)_2} \\ \qquad\qquad\quad \diagdown \\ \qquad\qquad\quad \mathrm{Cl.} \end{array}$$

Letzteres ist mithin ein vierfach substituirtes Methylderivat des ersteren, obschon es durch einfaches Methyliren desselben bisher nicht hat dargestellt werden können. Die Leukobase des Thionin

---

1) August Bernthsen, Studien in der Methylenblaugruppe. Liebig's Annalen der Chemie, Bd. 230, S. 73—211 (1888).

$$N \begin{cases} C_6H_3-NH_2 \\ \quad\quad\quad \rangle S \\ C_6H_3-NH_2 \end{cases}$$

ist ein Diamidothiodiphenylamin.

Das von Herrn Prof. Ehrlich mir gefälligst überlassene Thioninpräparat stammte aus der Badischen Anilin- und Sodafabrik, ist jedoch im Handel nicht käuflich zu erhalten.

Von zwei aus den Höchster Farbwerken stammenden, von Prof. Ehrlich mir freundlichst übersandten unsymmetrischen Derivaten des Thionins entsprach das Dimethylderivat oder Dimethyltoluthionin sowohl in seiner Constitution als auch in seinem färberischen Verhalten vollkommen dem weiter unten zu erwähnenden Toluidinblau, während das Diaethylderivat

$$N \begin{cases} C_6H_3-N(C_2H_5)_2 \\ \quad\quad\quad \rangle S \\ C_6H_3-\begin{cases} NH \\ CH_3 \end{cases} \end{cases}$$

gleiche Färbungen bewirkte wie das Methylenblau.

Einem von Boisson in Lyon durch Erhitzen von Paraphenylendiamin mit Schwefel hergestellten Präparat soll nach Angabe des Erfinders folgende Constitution zukommen:

$$C_6H_5N \begin{cases} C_6H_3-NH_2 \\ \quad\quad\quad \rangle S \\ C_6H_3-\begin{cases} NH_2 \\ NH_2 \end{cases} \end{cases}.$$

Nach Ehrlich's Wahrnehmungen liefert es jedoch keine Färbung der lebenden Nervensubstanz (auch unsere in dieser Richtung damit angestellten Versuche erwiesen sich erfolglos) und stellt ein Paramidophenylthionin dar, d. h. ein Thionin, in welchem ein Wasserstoffatom der Amidogruppe durch $C_6H_4NH_2$ substituirt ist. Auch dieses Präparat zeigt trotz seines abweichenden Verhaltens zur Nervensubstanz im Uebrigen mit dem Thionin wesentlich übereinstimmende Eigenschaften, doch treten die Farbedifferenzen zwischen Gewebselementen und Mucin nicht so prägnant zu Tage, wie beim Thionin und selbst bei dem sogleich zu erwähnenden Amethyst.

Noch weniger günstige, wenn auch im Wesentlichen mit der Wirkung der vorerwähnten Präparate übereinstimmende Resultate erhielt ich mit einem Amidodimethyltoluthionin aus den Höchster Farbwerken, welches sich nach Ehrlich's Mit-

theilung von dem Dimethyltoluthionin durch das Plus einer Amidogruppe unterscheidet. Dasselbe tingirt Mucin mit einer roth-violetten Nüance, da es aber gleichzeitig auch den übrigen Gewebselementen eine mehr ins Violette nüancirte Färbung mittheilt, so kommt die Metachromasie weniger zur Geltung.

Ein in seinen Farbwirkungen mit dem Thionin vollständig übereinstimmendes Präparat stellt ein von der Firma Gilliard, Monnet & Cartier in Lyon durch Schmelzen von Paraphenylendiamin mit Schwefel erhaltenes Leukothionin dar (das echte Thionin wird durch Oxydation einer schwefelwasserstoffhaltigen Paraphenylendiaminlösung hergestellt). Das Leukoprodukt oxydirt sich in alcoholischer oder wässeriger Lösung während mehrerer Stunden zu wahrem Thionin, welches von dem aus der badischen Fabrik stammenden nur dadurch sich unterscheidet, dass es zur Erzielung guter Färbungen eine längere Wirkungsdauer erforderlich macht.

Da die vorerwähnten Präparate mit Ausnahme des Methylenblau nur zu wissenschaftlichen Zwecken hergestellt worden sind, in der Industrie aber keine Verwendung finden, so schien es angezeigt, im Handel befindliche analog constituirte Präparate bezüglich ihrer mucinfärbenden Eigenschaften zu prüfen, um auf diesem Wege einen leicht zugänglichen Ersatz zu schaffen für die nur schwer erreichbaren reinen Thionine. Prof. Ehrlich sandte mir zu diesem Zwecke die im Nachfolgenden aufgeführten Handelspräparate, welche sich als mehr weniger zweckentsprechend bewährt haben:

1) Ein von der Firma Joh. Rudolph Geigy & Comp. in Basel stammendes und von derselben als Amethyst bezeichnetes Thionin. Dasselbe zeigt in seinem Verhalten fast völlige Uebereinstimmung mit dem echten Thionin und kann mit bestem Erfolge als Ersatz desselben in Anwendung gebracht werden, nur bietet das damit tingirte Mucin eine etwas mehr bläuliche Nüance gegenüber der mehr roth-violetten des Thionins.

2) u. 3) Zwei als Toluidinblau bezeichnete und in ihrer Constitution wohl identische Präparate, von denen das eine von den Höchster Farbwerken, ehemals Meister, Lucius & Brüning, das andere von der badischen Anilin- und Sodafabrik hergestellt wird. Nach Ehrlich's Mittheilung entspricht ihre Zusammensetzung folgender Formel des Dimethyltoluthionins:

$$N \begin{array}{l} \diagup C_6H_3-N(CH_3)_2 \\ \qquad\quad \rangle\, S \\ \diagdown C_6H_3 \;\; NH \\ \qquad\qquad \diagdown \\ \qquad\qquad CH_3. \end{array}$$

Beide Producte sind kräftige Farbstoffe und zeigen viel Uebereinstimmung mit dem Amethyst; das Mucin tingiren sie nämlich intensiv blauviolett, die Gewebselemente rein blau. Da jedoch beide Präparate als Handelsproducte fabricirt werden, so sind aus der Herstellung herrührende Beimengungen nicht völlig ausgeschlossen.

Ausser diesen zur Thioningruppe gehörigen Farbstoffen verdanke ich der Gefälligkeit des Herrn Prof. Ehrlich noch eine Reihe anderer verwandter Präparate, welche das Mucin zwar recht intensiv tingiren, jedoch ohne auffällige Metachromasie. Hierher gehören vor Allem ein durch Einwirkung von salpetriger Säure auf Methylenblau von der badischen Fabrik hergestelltes Methylengrün (wahrscheinlich ein Dinitroderivat des Methylenblau), und ein Dimethylphenylengrün oder Bindschedler'sches Grün aus Basel, welches von dem Methylenblau nur durch die Abwesenheit des Schwefelatoms sich unterscheidet. Bei Anwendung schwacher Lösungen beider Präparate nimmt das Gewebe nur schwache Färbung an, aber geringe Spuren von Mucin werden durch dieselben noch sehr deutlich markirt, so dass beide Farbstoffe mit gleichem Erfolge wie das Methylenblau für quantitative Schätzung mucinhaltigen Secretes verwerthet werden können. Das Methylengrün liefert eine mehr blaugrüne, das Dimethylphenylengrün eine gelbgrüne Nüance. — Ein ganz ähnliches Verhalten wie die beiden vorerwähnten Präparate zeigte auch ein Metamidomalachitgrün von Meister, Lucius & Brüning, welches erhalten wird durch Condensation von Metanitrobenzaldehyd mit Dimethylanilin, Reduction zur Amidoleukobase und Oxydation zu Grün. — Ein von Cassella & Comp. in Frankfurt a. M. hergestelltes und als Neutralroth bezeichnetes Umwandlungsproduct des aus Nitrosodimethylanilin und Metatoluylendiamin entstehenden Toluylenblaus giebt neben bräunlichrother intensiver Färbung des Mucins eine sehr brauchbare rothe Tinction der Gewebselemente; die Metachromasie ist aber auch hier nur wenig markirt und daher auch wenig verwerthbar für den Nachweis des Mucins.

Ein als Phenylenblau bezeichnetes Präparat von Oehler in Offenbach und ein p-Phenylenblau aus den Höchster Farbwerken von unbekannter Zusammensetzung gaben zwar Mucinfärbung mit Metachromasie, aber in wenig auffälliger Nüance; dieselbe erschien grauviolett bei blaugrauer Färbung der Gewebselemente und bot wenig Chancen für eine erfolgreichere Verwerthung, da auch die Färbeintensität beider Präparate eine wenig ergiebige ist. — Ein analoges Resultat erhielt ich mit einem als Neugrau bezeichneten Handelsproduct unbekannter Constitution, sowie mit mehreren anderen Präparaten, welche sich als wenig verwerthbar erwiesen.

Die vorstehend mitgetheilten Wahrnehmungen zeigen, dass die schwefelhaltigen Jodamine, namentlich das Thionin und seine Derivate, die intensivste, dauerhafteste, zuverlässigste und am meisten charakteristische Mucintinction liefern, wenngleich eine recht hübsche Färbung des schleimigen Zellinhaltes auch sehr wohl zu erreichen ist durch andere basische Farbstoffe. Besonders werthvoll für den Nachweis des Mucins ist die Metachromasie der Thionine. Dieselbe ist zwar nicht nothwendig bedingt durch den Schwefelgehalt, aber an den Thioninen markirt sie sich am schönsten und auffälligsten. Das Methylenblau zeigt, trotzdem es ein Thioninderivat darstellt, scheinbar keine Metachromasie, wenigstens wird man sie meist vermissen, aber bei Anwesenheit dichter Mucinmassen, wie z. B. in den schleimsecernirenden Schläuchen im Fusse von Helix pomatia, erhält man eine dunkel blauviolette Schleimtinction bei hellblauer Färbung der umgebenden Gewebselemente. Die Granula der Mastzellen, welche in ihrem Verhalten viel Uebereinstimmung zeigen mit dem Mucin, werden mit Methylenblau ständig violett gefärbt. Auch bei Einführung von Methylenblau in den lebenden Organismus findet man in zahlreichen Zellen violette Granula neben blauen.

Wenn nun auch Methylenblau allein für den Nachweis des Mucins nicht ausreichend erscheint, so wird es doch von demselben noch stärker aufgenommen, als das Thionin. Die geringsten Mucinmengen werden von demselben noch deutlich markirt, so dass es ein vortreffliches Mittel bietet zu annähernder quantitativer Schätzung des schleimigen Zelleninhaltes, insbesondere bei Verwendung stark verdünnter Lösungen, in welchen Protoplasma und Kerne nur eine leicht hellblaue Färbung annehmen. Während

also das Thionin vermöge seiner Metachromasie für den sicheren Nachweis der Anwesenheit des Mucins überhaupt zu verwerthen ist, giebt die parallele Färbung mit Methylenblau einen besseren Aufschluss über den grösseren oder minderen Reichthum der Elemente an diesem Secret. Weiter unten werden wir uns überzeugen, dass das Ausbleiben jeder Färbung allerdings nicht in jedem Falle auch als sicherer Beweis aufgefasst werden kann für die Abwesenheit der Umwandelungsproducte des Mucins.

Mehrere ganz abweichend constituirten Farbstoffgruppen zugehörige Präparate liefern zwar auch zuweilen metachromatische Färbung des Mucins und der Mastzellengranula, wie z. B. das Jodgrün, Methylviolett, ein von Grübler unter der Bezeichnung „Aethylenblau“ bezogenes Präparat (wohl schwerlich das dem Methylenblau entsprechende Tetraaethylthionin), aber bei Handelsproducten kann man nicht sicher sein, dass sie nicht verunreinigt sind mit bei der Herstellung entstandenen Beimengungen z. B. mit Methylenviolett oder Methylenazur. Das von mir geprüfte Thionin, sowie die anderen im Handel nicht vorhandenen Derivate desselben, sind chemisch einheitliche Körper, bei denen von stärkerer Verunreinigung keine Rede sein kann. Ehrlich erhielt dieselben direct aus den Fabriken, wo sie zu rein wissenschaftlichen Zwecken hergestellt worden sind. Ausserdem verdanke ich seiner Gefälligkeit auch noch eine Probe chemisch absolut reinen Thionins, welche ganz das gleiche Verhalten zeigte, wie das weniger gereinigte Product. Interessant ist übrigens der Umstand, dass das gleichfalls durch Metachromasie bei Mucin- und Mastzellenfärbung sich auszeichnende Safranin zu den Indaminen in naher Beziehung steht und durch Oxydation der letzteren bei Anwesenheit von primären Monaminen erhalten werden kann.

Untersuchungsmethode. Im Verlaufe meiner Untersuchung habe ich mir allmählich folgende Methode herausgebildet, welche mir die ständigsten und zuverlässigsten Resultate geliefert und die zahlreichen vergleichenden Versuche wesentlich erleichtert hat: Die den frisch getödteten Thieren entnommenen Organtheile wurden je nach ihrer Dicke und Consistenz durch 2—8 Stunden der Einwirkung einer 5-procentigen (also nahezu kalt gesättigten) wässerigen Sublimatlösung ausgesetzt und dann in Alcohol von ungefähr 80 % übertragen. Darmstücke wurden mittelst Igelstacheln auf Korkplatten ausgespannt, in der Sublimatlösung fixirt und dann

in Alcohol erhärtet. Die so zubereiteten Stücke wurden durch mehrere Tage mit frischen Alcoholmengen möglichst von Sublimat befreit, in absolutem Alcohol entwässert und entweder nach Imbibition mit Xylol direct in Paraffin eingeschmolzen, oder gelangten erst in Chloroform, dann in eine gesättigte Lösung von Paraffin in Chloroform und endlich in reines Paraffin. Die mit Hülfe eines Mikrotoms angefertigten Serien dünner Schnitte (selten stärker als 0,01 mm) wurden mittelst reinen Wassers oder besser stark verdünnten (30—50procentigen) Alcohols auf grössere reine Glimmerplatten aufgeklebt[1]). Um ein sicheres Haften der Schnitte zu erreichen, müssen die Paraffinbänder durch reiches Auftragen von Wasser oder verdünntem Alcohol auf der Platte ausgebreitet und mit einem weichen Pinsel leicht angedrückt werden; überlässt man dann die Platte, nachdem durch senkrechte Aufrichtung derselben die überschüssige Flüssigkeit abgetropft ist, bei Zimmertemperatur durch mehrere Stunden völliger Ruhe, bis sie vollständig ausgetrocknet ist, so werden bei entsprechender Weiterbehandlung die Schnitte selten abgelöst. Auf diese Weise habe ich mir reiche Schnittvorräthe aus verschiedenen mucinführenden Organen und von verschiedenen Thieren angefertigt, die mir zu vergleichenden Untersuchungen mit zahlreichen Farblösungen das stets bereite und als günstig bewährte Material geliefert haben. Durch Ausschneiden kleiner Stücke aus der Platte mit der Scheere erhielt ich einzelne Schnitte oder Schnittaggregate, mit denen in bequemster Weise die verschiedenen Manipulationen vorgenommen werden konnten. Das Paraffin wurde zunächst mittelst Xylols beseitigt und demnächst wurden die Schnitte für 1 bis mehrere Minuten in Chloroform übertragen, um den letzten Rest des Paraffins und das Xylol zu extrahiren, dann in starken (etwa 90-grädigen) Alcohol, endlich in die Farblösung. Aus letzterer gelangten die Plättchen mit den Schnitten zurück in stärkeren reinen

---

1) Die sehr zweckmässige Methode des Aufklebens der Paraffinschnitte auf Glasplatten mittelst verdünnten Alcohols ist zuerst von Gaule eingeführt; im hiesigen Laboratorium des Prof. Lukianow wird zu diesem Zweck einfach Wasser angewandt. Die Glimmerplatten zum Aufkleben von Paraffinschnitten hat zuerst Altmann verwandt. (Gaule, Das Flimmerepithel der Aricia foetida. Archiv für Anat.; physiol. Abthlg., 1881. Dr. Wojnow, s. Schwalbe's Jahresb. für 1887, S. 15. — Altmann, Studien über die Zelle. Leipzig 1886.)

Alcohol, absoluten Alcohol, ätherisches Oel und schliesslich in Balsam. Die Schnitte wurden mitsammt den Glimmerplättchen unter dem Deckglase eingeschlossen, aber in der Weise, dass das Plättchen dem Objectträger direct auflag, der anhaftende Schnitt dagegen mit dem Deckglase in unmittelbare Berührung kam, wodurch die Klarheit der Bilder nicht im mindesten beeinträchtigt wurde, zumal bei meinen Untersuchungen nur selten subtilste Structurverhältnisse in Betracht kamen. Andere Aufhellungs- und Einschlussmittel, z. B. Glycerin, habe ich im weiteren Verlaufe meiner Untersuchungen fast gar nicht in Anwendung gebracht, da mittelst desselben keine befriedigende Differenzirung und Conservirung der mucinführenden Elemente erzielt wird. Anfänglich verwandte ich Cedernholzöl zur Aufhellung der mit Alcohol entwässerten Präparate, später bediente ich mich ständig der von Minot[1]) für Celloidinpräparate empfohlenen und von Dr. Grübler bezogenen Oelmischung, bei welcher die Entwässerung nicht durchaus mit dem hier sehr theuren absoluten Alcohol vorgenommen zu werden braucht.

Vor der endgültigen Ausbildung der geschilderten Methode habe ich zahlreiche mannichfach variirte Versuche angestellt, um das zweckmässigste Verfahren ausfindig zu machen. Da ja verschiedene Wege häufig zu gleichem Ziele führen, war es ganz naturgemäss, dass ich auch mit anderen Methoden mehr oder weniger günstige Resultate erzielte, aber das eben geschilderte Verfahren bewährte sich doch schliesslich als das zweckmässigste und bequemste. So erhielt ich auch an Schnitten von Celloidinpräparaten recht instructive Färbungen, aber ich überzeugte mich bald, dass durch längeren (mehrwöchentlichen) Aufenthalt in Alcohol die Färbbarkeit des Mucins stark beeinträchtigt wird, während sie sich in Paraffin unverändert erhält. Ferner verwandte ich zur Fixation der Gewebe verschiedene Flüssigkeiten und Lösungen, so insbesondere reinen Alcohol, Alcohol mit Chloroform (mit und ohne Zusatz von Essigsäure), concentrirte Pikrinsäurelösung, verdünnte Lösungen von Chrom- und Salpetersäure, Osmiumsäure, Flemming'sche Mischung u. a. Nach allen diesen Fixirungsmitteln erhielt ich characteristische Mucinfärbung, aber

---

1) Charles S. Minot, Notes on Histological Technique. Zeitschrift für wiss. Mikroskopie. Bd. III, 1886, S. 175.

durch die sauren Lösungen war die Färbefähigkeit meist wesentlich beeinträchtigt, besonders bei geringerem Mucingehalt, nach Einwirkung reinen Alcohols oder seiner Combination mit Cloroform kam dagegen die so wesentliche metachromatische Färbung nicht zur rechten Geltung, ausserdem werden die damit behandelten Organstücke beim Einschmelzen in Paraffin oft sehr hart und spröde, so dass die Anfertigung dünner Schnittserien sehr erschwert erscheint [1]).

An den in reinem Alcohol oder in seiner Mischung mit Chloroform fixirten Geweben machte ich jedoch eine interessante Wahrnehmung, welche für die Erklärung der Sublimatwirkung von wesentlicher Bedeutung ist. An Schnitten derartig vorbereiteter Organe zeigen nämlich Protoplasma und Kerne nach Tinction mit Thioninlösung nicht die beschriebene rein blaue Färbung, sondern eine violette Nüance, welche von der des Mucins nur wenig differirt. Als ich nun nach diesem Befunde andere Schnitte von derselben Serie durch kurze Zeit der Einwirkung einer stärkeren Sublimatlösung aussetzte, mit Alcohol auswusch und darauf erst mit Thionin färbte, erhielt ich ganz vorzügliche Resultate, indem nunmehr die Gewebselemente recht intensiv, aber rein blau gefärbt sich darstellten, während das Mucin seine rothviolette Nüance bewahrte und dadurch von dem Gewebe sich scharf abhob. Analoge Erscheinungen constatirte ich dann auch bei den anderen vorerwähnten Thioninderivaten. Als ich nunmehr anstatt der gewöhnlichen stark sauer reagirenden Sublimatlösung eine gesättigte Lösung von Sublimat in gesättigter Kochsalzlösung [2]) auf obige

---

1) Die Fixirung mittelst der Mischung von absolutem Alcohol (1 Vol.) mit Chloroform (1—2 Vol.) bietet jedoch den grossen Vortheil, dass die Präparate sofort mit Xylol oder einer gesättigten Lösung von Paraffin in Chloroform imbibirt und darauf in Paraffin eingeschmolzen werden können, ohne dass die daraus angefertigten Schnitte wesentliche Schrumpfungserscheinungen aufweisen. Darmstücke kleiner Thiere (Maus, Ratte, Frosch) können so innerhalb weniger Stunden fixirt, eingeschmolzen, geschnitten und gefärbt werden.

2) Benützte ich die gleiche neutrale Lösung von Sublimat in concentrirter Kochsalzlösung zur Fixation frischer Organtheile, so blieb die nach saurer Lösung stets erfolgende Starre und Trübung der Gewebe aus, es erfolgte mithin keine „Fixirung". Wurde demnächst das Präparat in Alcohol übertragen und in Paraffin eingeschmolzen, so zeigten die Schnitte das gleiche Verhalten gegen Thionin, wie die direct mit Alcohol fixirten.

Schnitte in Anwendung brachte, welche blaues Lackmuspapier nicht mehr röthete, so blieb die Farbwirkung unverändert d. h. so, als ob keine Sublimatwirkung stattgefunden hätte; verwandte ich dagegen anstatt des Sublimates Alaunlösung oder stark verdünnte Salpetersäure, so zeigten Kerne und Protoplasma die gleiche blaue Farbennüance, wie nach saurer Sublimatlösung. Es folgt hieraus, dass für das Zustandekommen der characteristischen Doppelfärbung nicht das Quecksilberpräparat an sich von wesentlicher Bedeutung ist, sondern dessen saure Reaction. Dieselbe lässt sich aber durch freie Säuren oder andere saure Salze nicht völlig ersetzen, da die Färbefähigkeit des Gewebes und Mucins durch letztere bedeutend beeinträchtigt wird. Erwähnt muss hier aber gleich werden, dass characteristische Mucinfärbung mittelst Thionin, Methylenblau und Triamidoazobenzol (Bismarckbraun) auch durch concentrirte Lösungen dieser Farbstoffe in verdünnter Essigsäure sich erzielen lässt, in gleicher Weise wie die der Mastzellen, sowie dass die in mucinreichen Gebilden durch neutrale Lösungen derselben Präparate erzeugte Färbung des Mucins durch längere (mehrtägige) Einwirkung ein- bis mehrprocentiger Essigsäure nicht sehr wesentlich geschwächt wird. Auf Grund der eben dargelegten Befunde möchte ich folgendes Verfahren als das zweckmässigste für den Nachweis des Mucins vorschlagen: Kurzdauernde (mehrstündige) Fixation in starker Sublimatlösung, Einschluss in Paraffin, Eintauchen der von Paraffin befreiten Schnitte für etwa $^1/_2$ Minute in starke Sublimatlösung, Ausspülen in Alcohol und dann erst Tinction mit der entsprechenden Farblösung.

Die von mir zur Tinction in Anwendung gebrachten Lösungen der Farbstoffe waren meistentheils stark verdünnt. Zu 5 ccm destillirten Wassers setzte ich gewöhnlich 2 Tropfen einer gesättigten wässerigen Lösung von Methylenblau, Thionin und dessen Derivaten und liess diese diluirte Lösung durch 5—15 Minuten auf den Schnitt einwirken, bis derselbe eine dunkle Färbung angenommen hatte. Die concentrirten Solutionen der Farbstoffe bereitete ich mir wiederholt frisch durch Lösung derselben in kochendem Wasser.

—

Die vergleichende Untersuchung über die Wirkungsweise der vorerwähnten Farbstoffe ist an schleimbereitenden Elementen

solcher Organe angestellt worden, von deren Mucinreichthum ich mich durch anderweitige Proben vorher überzeugt hatte. Insbesondere benutzte ich zu diesem Zwecke die Drüsen in der Zungenwurzel und die Becherzellen in den Rectaldrüsen von Säugethieren (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus, Ratte, Hund, Katze), sowie den Fuss von Helix pomatia. Ausserdem habe ich meine Untersuchungen auf zahlreiche andere Organe und verschiedene Thierclassen ausgedehnt, welche mir den Beweis geliefert haben, dass die beschriebene farbige Mucinreaction sich überall in wesentlich gleicher Weise wiederholt. Ausser den erwähnten Organen untersuchte ich systematisch auch die Becherzellen des übrigen Dick- und Dünndarms, die Drüsen des Gaumens, die Schleimhaut des Kehlkopfes, der Trachea, der Nase, die Speicheldrüsen, und zwar nicht nur bei den erwähnten Thieren, sondern auch an möglichst frischen Kinderleichen, beim Baummarder (Mustela martes), beim Igel; den Darmkanal, Magen, Pharynx bei einer Taube, bei Lacerta vivipara, Salamandra maculosa, Triton cristatus, Rana esculenta, Pelobates fuscus, Buffo cinereus, bei den letzteren auch den Oviduct; ferner Haut und Barteln bei Silurus glanis und Cobitis fossilis; den Fuss mehrerer Schnecken, insbesondere von Limax agrestis und verschiedene Organe mancher anderer Thiere.

Ueberall, wo ich die Anwesenheit von Mucin sicher voraussetzen durfte, lieferte die Farbenreaction auch wirklich positive Resultate. Die Intensität der Färbung erschien aber je nach gewissen Organgruppen und bei verschiedenen Thierclassen verschieden, ja die gleichen Organe bei derselben Thierspecies zeigten bedeutende Schwankungen in der Stärke der Mucinfärbung. Diese Erscheinung machte mich anfangs stutzig und erweckte Zweifel an der Zuverlässigkeit der Methode. Sehr bald gewann ich jedoch die Ueberzeugung, dass die Differenzen in der Intensität der Färbung bedingt seien durch bedeutende Schwankungen der Mucinmengen in den zelligen Elementen. Wo Mucin reichlich angehäuft war, da erfolgte auch ständig eine intensive Tinction. Ausserdem zeigte sich aber, dass die einen Organe functionell reichlicher Schleim secerniren, als andere, so z. B. die Drüsen des Gaumens und der Zungenwurzel bedeutend mehr, als die Schleimspeicheldrüsen. Diese Wahrnehmung zeigt, dass die Färbung mit Thionin und Methylenblau für das Studium der Secretionsphysiologie mit noch viel reicherem Erfolg sich wird ver-

werthen lassen, als dies bei der Carmintinction bisher schon der Fall gewesen ist. Während nämlich bei der Carmintinction aus dem negativen Resultate der Zellfärbung Schlüsse gemacht werden über das Vorhandensein von Mucin (wie wir weiter sehen werden, manchmal recht trügerische), liefert die directe Mucinfärbung positive Data für den Nachweis des Mucins. Um jedoch in dieser Richtung die Methode auszunützen, müssen ganze Reihen systematisch durchgeführter Experimente angestellt werden. Dazu vermag ich selbst die entsprechende Musse nicht mehr zu gewinnen und überlasse gern dies reichen Ertrag versprechende Feld jüngeren Kräften. Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich aber Gelegenheit gehabt, ein ziemlich umfangreiches Material an Wahrnehmungen zu sammeln, die ich im Nachfolgenden zusammenzustellen im Begriff bin, um dann am Schlusse daraus ein Facit zu ziehen sowohl für den Werth der Methode an sich, als auch für die Erforschung des Secretionsvorganges im Allgemeinen.

Für die Beurtheilung des Werthes der specifischen Mucinfärbung erscheint von grundlegender Bedeutung die sich ständig wiederholende Wahrnehmung, dass nicht nur der Inhalt der schleimsecernirenden Elemente durch die vorerwähnten Farbstoffe in characteristischer Weise tingirt wird, sondern dass überall da, wo in den Ausführungsgängen von Drüsen oder an der Oberfläche von becherzellenhaltigen Epithelien fertiges schleimiges Secret vorhanden ist, dieses vor allem intensive characteristische Färbung annimmt. So erscheinen insbesondere die Ausführungsgänge der Schleimdrüsen des Gaumens und der Zungenwurzel bei verschiedenen Thieren, sowie die der Orbitaldrüse beim Hunde bis in ihre feinsten Verzweigungen hinein wie mit einer farbigen Masse injicirt, ebenso ist das Lumen der Dickdarmdrüsen meist mit gefärbtem Secret gefüllt, welches in die Theca der Becherzellen sich direct fortsetzt; in den Fällen, in welchen das Gewebe der Mastdarmschnitte eine nur schwache Färbung angenommen hat, während das Mucin intensiv gefärbt ist, erhält man mit schwachen Vergrösserungen den Eindruck, als ob mit farbigen Beeren bedeckte Stiele von der Oberfläche in die Tiefe der Schleimhaut sich hineinsenkten. Das gefärbte Secret der in den oberflächlichen Epithelien gelagerten Becherzellen bietet oft die Gestalt eines hervorragenden rundlichen Pfropfes und zeigt viel Aehn-

lichkeit mit den Wattebäuschen an mit Nährlösungen für Bacteriencultur beschickten Kölbchen oder Eprouvetten. Zwar giebt es, wie wir weiter unten sehen werden, auch Organe, in welchen das schleimartige Secret ungefärbt bleibt, aber in den meisten dieser Fälle hat das Mucin seine typischen Eigenschaften unter besonderen Einwirkungen bereits eingebüsst und nur in wenigen scheint das Secret eine von Mucin wesentlich abweichende Zusammensetzung darzubieten. Das fertige aus den Zellen auf die Oberfläche entleerte Secret (z. B. in den Ausführungsgängen der Drüsen) zeigt mikroskopisch meist das gleiche netzförmige Aussehen, wie das in der Theca der Becherzellen oder selbst in den Elementen der Schleimdrüsen enthaltene.

Ein zweites sehr wesentliches Moment für die Werthschätzung der Tinctionsmethode bietet die Wahrnehmung, dass verschiedene Schleim secernirende Organe functionell sehr verschiedene Mucinquantitäten produciren, dass somit die Secrete der einzelnen Organe oder Elemente Mucin in verschiedenen Mengenverhältnissen enthalten. So bildet die eine Gruppe von Secretionsorganen im allgemeinen reichlicheres, aber mehr wässeriges oder auch an anderen Producten reiches, jedoch mucinarmes Secret, während die andere Gruppe ein sparsameres, aber dafür zäheres und relativ mucinreiches Secret entleert. Die Submaxillaris beim Hunde bildet z. B. reichliches Secret, ihre secernirenden Elemente sind wie in den Magendrüsen im Ruhezustande mit reichlichem Material gefüllt, welches bei stärkerer Thätigkeit der Drüse entleert wird, aber die Mucinmenge ist sowohl in den Drüsenelementen, als auch im Secret eine wesentlich geringere, als in den echten Schleimdrüsen. In beiden Drüsenformen wird eine schwache Carminfärbung der prall gefüllten Zellen die Anwesenheit reichen Secretmateriales andeuten, aber erst durch Anwendung der mucinfärbenden Präparate erhalten wir den Nachweis, dass dieses Material nicht vorwiegend aus Mucin zusammengesetzt ist.

Die Feststellung dieser Thatsachen bietet nicht unbedeutende Schwierigkeiten wegen der bereits oben erwähnten theils periodischen, theils atypischen Schwankungen in dem physiologischen Secretionszustande der Organe. Nicht nur die Speicheldrüsen, der Magen, das Pankreas und die Brunner'schen Drüsen zeigen einen solchen physiologischen Wechsel in der Füllung ihrer Secretionszellen (nach den classischen Untersuchungen Heidenhain's

und seiner Schüler), sondern auch sämmtliche vorzugsweise Schleim bereitenden Elemente und Drüsen (für die Drüsen des Mastdarms beim Kaninchen ist dies ebenfalls schon von Heidenhain nachgewiesen). Diese Schwankungen sind nicht nur durch verschiedene Verdauungszustände, sondern auch durch mannichfache andere schwer zu eruirende Nebenumstände beeinflusst. Im Allgemeinen kann man aber auch hier einen sogenannten „Ruhezustand" unterscheiden, während dessen Dauer das Mucin in grösserer Menge producirt und in den Elementen angehäuft wird, und einen thätigen Zustand, bei welchem das Mucin mehr weniger reichlich (selbst bis zu völliger Erschöpfung) entleert wird. Nach letzterem muss ein länger dauernder Stillstand oder mindestens eine wesentliche Beschränkung der Secretion erfolgen, damit eine grössere Aufspeicherung des Mucins wieder zu Stande kommen kann. Welche Zeitdauer diese Erholungspause erfordert, welche speciellen Momente die Restitution begünstigen, welche sie verzögern oder inhibiren, das im einzelnen zu eruiren habe ich nicht Zeit und Gelegenheit gehabt und muss es, wie erwähnt, anderen Arbeitskräften überlassen. Im Verlaufe meiner Untersuchungen habe ich aber an Thieren gleicher Species zu constatiren vermocht, dass nicht nur dieselben Organe verschiedenen Mucinreichthum zeigen können bei verschiedenen körperlichen Zuständen, sondern dass auch bei im allgemeinem reichem Mucinvorrath bei demselben Individuum gewisse Körpertheile mit Mucin reicher beladene Elemente aufweisen, als andere.

So hatte ich im Speciellen wahrgenommen, dass bei gesunden, kräftigen und insbesondere jungen Thieren, welche nach vorausgegangener guter Ernährung mehrere Tage hindurch in völliger Ruhe und im Hungerzustande belassen wurden, zumeist reicher Mucinvorrath in sämmtlichen schleimbereitenden Organen sich nachweisen liess. Während der Verdauung erschien die Zahl und Füllung der Becherzellen im Darmkanal meist vermindert, insbesondere war ihre Zahl geringer im Dünndarm, ihr färbbarer Inhalt vermindert im unteren Theile des Dickdarms. Bei Thieren, an welchen vor Conservirung ihrer Organe länger dauernde Vivisectionen ausgeführt worden waren, enthielten in den Schleimdrüsen der Zungenwurzel und des Gaumensegels einzelne Läppchen oft nur sehr sparsame Ueberreste von Schleim. Bei Thieren mit Darmparasiten, z. B. bei Katzen mit zahlreichen Taenien und

Ascariden, war die Zahl der Becherzellen im Dünndarm auf ein Minimum reducirt und selbst im Dickdarm wesentlich vermindert; bei einem Kaninchen mit reichlichen Coccidien (Psorospermien) in der Darmwand war nicht nur jede Spur von Becherzellen verschwunden, sondern auch die Drüsen in Zunge und Gaumensegel zeigten nur geringe Mucinmengen; das Thier war stark abgemagert, das Knochenmark gallertartig.

Den relativ grössten Mucinreichthum zeigten bei Säugern ständig die Drüsen der Mund- und Rachenschleimhaut, insbesondere im Umkreise des Isthmus faucium (also an der Zungenwurzel, dem Gaumensegel und in der Umgebung der Tonsillen). Die reichlichsten meist prall gefüllten Becherzellen enthielten die Crypten des Mastdarms, weniger die des Colon. Die Speicheldrüsen boten, soweit sie Schleim secernirten, je nach dem körperlichen Zustande der Thiere einen sehr schwankenden Mucingehalt; am reichlichsten fand ich denselben in der Orbitaldrüse des Hundes, die den erwähnten Schleimhautdrüsen nahe kommt, wenn auch nicht vollkommen; viel weniger Schleim als letztere enthielten die Sublingual- und Submaxillardrüse von Hund und Katze. Die Pharynxdrüsen sind ständige Schleimdrüsen bis zu dem Eingang des Kehlkopfes und der Choanen. Im Kehlkopf nehmen sie von den wahren Stimmbändern an bei den meisten kleineren Thieren den Character „seröser“ Drüsen an[1]) und in der Trachea sind sie ganz schleimfrei, aber beim Menschen (und selbst beim Kinde), beim Kalbe, Hunde, Schweine bieten sie den Character von Schleimdrüsen; bei Katzen fand ich meist schleimfreie Drüsen, in anderen Fällen Drüsenschläuche mit mehr weniger reichlichen Schleimzellen zwischen schleimfreien Zellen. Desgleichen erscheint der respiratorische Theil der Nasenschleimhaut und der Riechhaut bei Nagern und der Katze meist frei von Schleimzellen, bei grösseren Thieren dagegen (Hund, Schwein, Kalb, Ziege, Pferd) enthalten nach Paulsen die Drüsen beider Theile neben schleimfreien auch schleimhaltige Zellen, in der menschlichen Nasenschleimhaut fand ich dagegen in allen von mir untersuchten Fällen nur Drüsen mit schleimsecernirenden Elementen. Sehr wechselnd ist auch der

1) Speciellere Untersuchungen über die Vertheilung der serösen und Schleimhautdrüsen im Kehlkopfe von Thieren wird Herr W. Wrzesniowski in Kurzem veröffentlichen.

Reichthum an Becherzellen in dem Flimmerepithel der Nasen-, Kehlkopf- und Luftröhrenschleimhaut, sie finden sich aber häufiger und reichlicher, als die Schleimzellen in den Drüsen und kommen auch zahlreich bei solchen Thieren vor, bei denen die betreffenden Schleimhäute fast ausschliesslich nur seröse Drüsen enthalten, wie z. B. beim Meerschweinchen und Kaninchen. Wo ausnahmsweise in solchen Drüsen auch Schleimzellen vorkommen, da finden sich stets auch sehr reichliche Becherzellen im Flimmerepithel. — Besonders unbeständig erscheint die Zahl der Becherzellen im Dünndarm. Man findet sie da zuweilen zahlreich und gut gefüllt mit Mucin, in anderen Fällen reichlich, aber nur unvollkommen sich färbend, häufiger jedoch nur in relativ spärlicher Menge. Im Hungerzustande scheint sich ihre Zahl und Färbbarkeit zu vergrössern. Von zwei jungen Baummardern (Mustela martes), die gleichzeitig gefangen und während mehrtägiger Gefangenschaft ohne Futter belassen worden waren, hatte nur das eine Thier am Tage vor der Tödtung eine lebende Maus erhalten, welche halbverdaut im Magen vorgefunden wurde. Die Becherzellen im Dünndarm dieses Thieres erschienen viel spärlicher, als beim zweiten Exemplar, wo sie sehr zahlreich und schön gefärbt sich darstellten.

Fuss der Weinbergschnecke. Von allen in Bezug auf Schleimbildung von mir untersuchten Thieren und Organen bietet der Fuss von Helix pomatia den grössten Reichthum an Mucin, welches sich hier auch am schönsten und intensivsten tingirt. Das Secret ist hier in den bekannten kolbigen Drüsen angehäuft, welche einen so bedeutenden Umfang erreichen, dass sie an tingirten Schnitten auch makroskopisch deutlich wahrgenommen werden. Sie finden sich vorzugsweise in demjenigen Theile der Körperoberfläche angehäuft, welcher sich vom Seitenrande des Fusses bis zum Mantelsaume erstreckt. Die Kolben sind mit ihrem breiten und buchtigen Ende der Tiefe zugekehrt und liegen hier dicht zusammengehäuft in den oberflächlichen Schichten des Bindegewebsstromas, während der Hals mit einem oder mehreren schmalen conischen Ausläufern zwischen den Cylinderzellen an der Körperoberfläche sich frei öffnet. Die übrigbleibenden Zwischenräume im Bindegewebe zwischen den schmalen Ausführungsgängen sind meist von kurzen, schmalen, schleimhaltigen Kolben erfüllt.

Der mit Thionin oder Methylenblau intensiv gefärbte Kolben lässt eine zellige Structur nicht erkennen, auch eine Drüsenmembran lässt sich nicht nachweisen, vielmehr erfüllt das Mucin einfach ausgeweitete Maschenräume des Bindegewebes. Nach Färbung mit Saffranin oder Alauncarmin findet man jedoch in den Gallertmassen gewöhnlich einen oder mehrere zerstreute grosse Kerne. An der Sohlenfläche des Fusses liegen in der Bindegewebsschicht unter dem Epithel kolbenförmig angeordnete Haufen schöner körniger Zellen, welche ebenfalls den Eindruck schlauchförmiger Drüsen machen, zumal sie mit einem schmalen Ausführungsgange zwischen dem Cylinderepithel sich nach Aussen öffnen; die Zellen sind jedoch nicht epithelartig an einander gelagert, sondern durch feine Bindegewebsbündel von einander gesondert. Der Kern dieser Zellen färbt sich mit Thionin blau, der übrige körnig erscheinende Inhalt deutlich rothviolett, so dass man auf den ersten Blick Mastzellen vor sich zu haben glaubt. Deutliche Granula sind jedoch nicht wahrzunehmen, vielmehr sieht man häufig feine netzartige Anordnung der gefärbten Substanz. Endlich zeigen sich in der Tiefe des Gewebes unterhalb der beschriebenen Kolben auch zerstreute kleinere und grössere mehr weniger schleimig degenerirte und dem entsprechend tingirte Zellen. Diese Befunde sprechen sehr zu Gunsten der Annahme eines bindegewebigen Ursprunges der secernirenden Zellen, doch reichen sie keineswegs aus, um den epithelialen Ursprung auszuschliessen. Die divergenten Ansichten der Autoren über diese Frage werden in der Literaturübersicht speciellere Erwähnung finden.

Bei der Tinction dünner Schnitte aus dem Fusse von Helix mit Thionin erhält man niemals eine ganz gleichmässige Färbung sämmtlicher schleimhaltiger Gebilde, vielmehr bieten dieselben eine höchst auffällige Mannigfaltigkeit, auch wenn die Tödtung der Thiere möglichst schnell erfolgt und nur wenig Schleim ausgestossen worden ist. Während der schmale Ausführungsgang der drüsigen Schläuche meist intensiv rothviolett tingirt und wie mit gefärbten Körnchen erfüllt erscheint, zeigt nur eine Anzahl der grossen kolbigen Massen ziemlich gleichmässige intensiv rothviolette Färbung; an vielen Kolben werden tiefer liegende oder seitliche Abschnitte nur blass gefärbt, bleiben auch wohl farblos oder zeigen sogar eine bläuliche Nüance. Auch findet man einen Theil schmalerer Kolben sowie zahlreiche grosse isolirte in schleimiger

Umwandelung begriffene Zellen stark körnig und völlig farblos oder leicht blau tingirt. Wesentlich analoges Verhalten zeigen benachbarte Schnitte aus derselben Schnittserie bei Tinction mit Safranin und anderen mucinfärbenden Präparaten. Die ungleichmässige Färbung ist mithin nicht die Folge einer ungleichmässigen Einwirkung des Tinctionsmittels, sondern einer ungleichmässigen Zusammensetzung des Secretes resp. des gleichzeitigen Vorhandenseins verschiedener Umbildungsstufen desselben; die sich blau tingirenden Stellen dürften z. B. noch eiweissartigen Bestandtheilen entsprechen. Bei Vergleichung von Präparaten aus dem Fusse verschiedener gleichzeitig eingefangener Weinbergschnecken wird man überhaupt recht beträchtliche Differenzen in dem Aussehen und der Vertheilung der schleimbildenden Elemente wahrnehmen, welche wahrscheinlich durch verschiedene Secretionsphasen bedingt sind. Das Secret der Drüsenkolben bietet in gefärbten Schnitten auch in Bezug auf feinere Structur an verschiedenen Stellen ein sehr mannigfaches Bild. Während der Ausführungsgang, wie erwähnt, meist intensiv gefärbte Körnchen zu enthalten scheint, finden sich in einzelnen farblosen Kolben und grossen Zellen auch farblose Körner. Der Inhalt vieler Schläuche erscheint ziemlich homogen, in anderen bietet er das Aussehen eines aus gröberen Fäden gebildeten Netzes mit dichten Maschen und in manchen Fällen finden sich in der Tiefe der Schläuche Haufen kleiner dunkelgefärbter stäbchenartiger Gebilde, welche fast aussehen wie ein Krystallbrei oder wie Nester ungleichartiger Bacterien.

Becherzellen habe ich an verschiedenen Körpertheilen zahlreicher Individuen aus verschiedenen Thierclassen untersucht. Der Inhalt ihrer Theca, sowie das nach aussen entleerte Secret zeigten mit wenigen unten näher zu verzeichnenden Ausnahmen die characteristischen Eigenschaften des Mucins, sowohl in Bezug auf seine Tinctionsfähigkeit in basischen Theerfarbstoffen im Allgemeinen, als auch in seinem besonderen Verhalten zu den Präparaten der Thioningruppe und zum Safranin. Schleimhaltige Becherzellen fand ich nicht nur bei Wirbelthieren, sondern auch bei Wirbellosen. Bei ersteren untersuchte ich sie im Darmcanal von Vertretern sämmtlicher Vertebratenclassen, im Respirationstractus der Säuger, in der Epidermis von Fischen (Silurus glanis

und Cobitis fossilis), im Oviduct von Amphibien; bei letzteren auf der Körperoberfläche und im Darmcanal von Helix pomatia und im Epithel an der Körperoberfläche vom gewöhnlichen Regenwurm. Auf die Becherzellen beim Regenwurm bin ich durch meinen geehrten hiesigen Collegen Prof. Lukjanow aufmerksam gemacht worden, welcher nach Safraninfärbung eine gelbrothe Nüance der körnig erscheinenden Theca derselben wahrgenommen und mir auch an einem entsprechenden Präparate demonstrirt hatte. Die Verbreitung des Mucins bei Wirbellosen dürfte überhaupt eine sehr ausgedehnte sein und glaube ich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass in dieser Richtung durchgeführte allgemeine Untersuchungen eine reiche Ausbeute versprechen.

Während die Zahl und Entwickelung der Becherzellen in gewissen Körpertheilen, so insbesondere in der Hautdecke verschiedener Fische, eine ziemlich constante und gleichmässige sein dürfte, zeigt sie in anderen Organen die bedeutendsten Schwankungen. So findet man sie im Epithel des Darm- und Respirationstractus von Säugethieren bei dem einen Individuum ungemein reich und prächtig entwickelt, während ein anderes kaum Spuren derselben aufweist, und ähnliche Entwickelungsunterschiede lassen sich ohne Mühe auch im Darmcanal anderer Wirbelthierclassen constatiren[1]). Im Vorhergehenden habe ich bereits darauf hingewiesen, dass die verschiedenen Verdauungsphasen auf den Entwickelungs- und Füllungszustand der Becherzellen im Darmcanal den wesentlichsten Einfluss ausüben. Ist der Darmcanal möglichst leer, befindet sich daneben das Thier in gutem Ernährungszustande, haben keine abnormen Einwirkungen stattgefunden, so kann man ziemlich sicher darauf rechnen, im ganzen Dünn- und Dickdarm reichliche gut gefüllte Becherzellen anzutreffen, die in Thioninlösung eine intensive und charakteristische Färbung annehmen. Besonders reich entwickelt erscheinen die Becherzellen bei jüngeren gut ernährten Thieren. Man findet hier dieselben nicht nur reichlich im Epithelüberzuge der Zotten, sondern auch in den Lieberkühn'schen Crypten des Dünndarms. (Auch im Darm-

---

1) Gleiche Wahrnehmungen haben auch List (Archiv für mikr. Anat. Bd. 27, 1886, S. 569) und Paneth (ebenda, Bd. 31, 1888, S. 137) gemacht. Letzterer hebt auch den Einfluss des Hungerzustandes auf das reiche Vorkommen von Becherzellen hervor (S. 123).

canale reifer Embryonen vom Meerschweinchen habe ich Becherzellen mit gut färbbarem Mucingehalt mehrfach nachweisen können). Enthält dagegen der Dünndarm viel Flüssigkeit, so wird man zuweilen auch noch reiche Becherzellen antreffen, aber ihre Färbungsfähigkeit erscheint wesentlich vermindert, zum Theil ganz aufgehoben. In anderen Fällen fehlen die Becherzellen fast ganz; so vermisste ich sie insbesondere bei Anwesenheit zahlreicher Darmparasiten (Taenien und Ascariden bei der Katze, Coccidien beim Kaninchen), ferner im Frühjahr bei frisch eingefangenen Anuren (Buffo, Pelobates, Rana esculenta), bei welchen der Darmcanal von einer schleimigen Flüssigkeit stark erfüllt war, letztere aber mit Essigsäure keine Trübung erzeugte. Auch durch anderweitige Erkrankungen herabgekommene Thiere zeigen verminderte Schleimbildung nicht nur in Becherzellen, sondern auch in den Drüsen der Rachenschleimhaut. Bei gegen Ende April eingefangenen Exemplaren von Lacerta vivipara fand ich zwar ziemlich reichliche Becherzellen, aber ihre Theca wurde nur schwach tingirt. In der Sommerzeit hatte ich bei Fröschen während des Hungerzustandes reichen Mucinvorrath in den Becherzellen des Darmcanals vorgefunden. In den Becherzellen, welche unter eben erwähnten Verhältnissen die Tingirbarkeit mit basischen Theerfarbstoffen eingebüsst haben, ist jedoch in der Theca noch ein wesentlicher Theil des Secretes vorhanden, welches von dem mucösen Secret anscheinend nur durch seine Farblosigkeit differirt. Wo dagegen das Ausscheidungsproduct der Becherzellen in seiner Totalität entleert ist, da fallen die Zellen zusammen und bieten dann die Gestalt der von Paneth beschriebenen „schmalen Zellen".

Der Reichthum und die Entwickelung der Becherzellen im Dickdarm bietet im Ganzen weniger Schwankungen dar, als im Dünndarm, insbesondere diejenigen Abschnitte des ersteren, in welchen der Inhalt zu festeren Ballen sich zu formiren beginnt. So findet man die Crypten des Mastdarmes bei Säugern fast ständig mit reichen, gut gefüllten Becherzellen ausgekleidet. Bei Kaninchen stellen sich die Crypten gewissermassen als einfache tubulöse Schleimdrüsen dar, deren zelliger Inhalt fast ausschliesslich aus Becherzellen zusammengesetzt wird, während bei anderen Säugern mehr weniger reichlich einfache schleimfreie Cylinderzellen zwischen die Becherzellen eingestreut sind. Bemerkens-

werth ist übrigens der Umstand, dass das Mucin in den Mastdarmcrypten des Kaninchens meist keine rein roth-violette Färbung mit Thionin und dessen Derivaten liefert, sondern eine mehr weniger schmutzig grauviolette, während die Becherzellen des Dünndarms und vorderen Colons meist schön roth-violett gefärbt werden. Dass übrigens auch die Becherzellen des Mastdarms bei gewissen Secretionszuständen schwinden können, habe ich bereits oben gezeigt. Die Mastdarmcrypten dürften sich übrigens am besten eignen zu Versuchen über die Schleimsecretion, z. B. mit Hülfe von Abführmitteln, Pilocarpininjectionen u. a. Mit letzterem Mittel haben Heidenhain und Klose[1]) bereits die völlige Entleerung des Schleimes in den Becherzellen des Mastdarmes bei Kaninchen erzielt. Bei denjenigen Thierclassen, bei welchen der Dickdarminhalt nicht zu festen Massen zusammengeballt wird, fand ich die Vertheilung der Becherzellen nicht wesentlich abweichend von der des Dünndarmes (bei einer Taube, Eidechse, bei Amphibien).

Auf der Nasenschleimhaut, im Kehlkopf und der Luftröhre ist die Zahl und Füllung der Becherzellen bei verschiedenen Individuen eine sehr wechselnde. Anhaltspunkte für die Darlegung der Bedingungen, welche hier die Entwickelung der Becherzellen begünstigen oder beeinträchtigen, vermochte ich nicht aufzufinden. Nur so viel glaube ich behaupten zu können, dass durch normalen gesunden Zustand und gute Ernährung die Entwickelung begünstigt wird. Auch fand ich reichliche Becherzellen bei denjenigen Thieren, bei welchen die gewöhnlich als „seröse“ sich darstellenden Drüsen reichlichere Schleimzellen aufwiesen, obschon der Mangel an solchen in den Drüsenschläuchen das Vorhandensein von Becherzellen im Flimmerepithel keineswegs ausschliesst. Letztere fehlen wohl nie ganz, aber bald findet man sie ganz vereinzelt und bald wieder fast in gleicher Zahl wie die Flimmerzellen. Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass in den Respirationswegen eine periodische Vermehrung der Becherzellen erfolge, (in ähnlicher Weise, wie bedingt durch die Geschlechts-

1) Physiol. der Absonderungsvorgänge, von Prof. Heidenhain. Handb. der Physiol. von L. Hermann, Bd. IV, Thl. I. — G. Klose, Beitrag zur Kenntniss der tubulösen Darmdrüsen. Inaug.-Dissertation. Breslau 1880.

functionen, die Schleimbildung in den Nieren des Stichlings und den Eileitern der Frösche), indem vielleicht die warme trockene Luft des Sommers die Absonderung einer reichlicheren schützenden Schleimschicht auf der freien Schleimhautfläche hervorruft.

Der Inhalt der Becherzellen zeigt, wie wir im Vorhergehenden gesehen haben, in den meisten Fällen charakteristische Mucinfärbung; es giebt aber auch gewisse Körpertheile bei manchen Thieren, in welchen die Becherzellen kein Mucin zu bilden scheinen oder wo das letztere wenigstens keine Färbung annimmt [1]). So sind die Becherzellen zwischen den Flimmerzellen der Rachenschleimhaut beim Frosche allgemein bekannt und werden auch wohl bei histologischen Cursen als bequemer Demonstrationsgegenstand benutzt. Der Inhalt ihrer Theca wird durch kein mucinfärbendes Präparat tingirt. Derselbe besteht entweder aus einem Umsetzungsproduct des Mucins oder einer ihm verwandten Substanz, welche ebenso wenig wie das Mucin selbst durch Carmin gefärbt wird. Auch an den Drüsenschläuchen in der Zunge des Frosches vermochte ich keine Mucinfärbung zu erzielen, während dagegen die Körnchen in den von Cohnheim näher beschriebenen Zellen des bindegewebigen Subtrates mit Thionin, Methylenblau und Safranin die charakteristische Metachromasie der Mastzellengranula darbieten. Bei Injection von Methylenblau in die Blutgefässe lebender Frösche erfolgt zwar in vielen Epithelzellen theils blaue, theils roth-violette Färbung von grösseren Körnern, aber bei Alcoholeinwirkung schwindet dieselbe ebenso wie die Nervenfärbung und hat mit der Mucinfärbung im Uebrigen nichts gemein.

Die Zellen an der freien Oberfläche der Magenschleimhaut werden von vielen Forschern (Klein, Ranvier, Stöhr, Trinkler u. a.) ebenfalls als Becherzellen bezeichnet; ihre „Theca" soll ebenfalls mit schleimartigem Secret angefüllt sein. Dasselbe wird aber von mucinfärbenden Lösungen durchaus nicht tingirt (auch nicht von Carmin). Trotzdem dürfte dieselbe dem Mucin sehr nahe stehen und möglicher Weise sogar ein durch den sauren Magensaft verändertes Mucin darstellen. Dafür spricht einerseits die im Magen von Kaninchen häufig vorkommende compacte Schleimschicht, welche die Schleimhaut cuticulaartig überzieht und sich

---

1) Man vergleiche auch die Aeusserungen von List l. c. S. 549 und 570.

zuweilen als zusammenhängende Membran abziehen lässt, und andererseits die analoge noch stärkere Schleimschicht im Muskelmagen der Vögel. An Schnitten vom Taubenmagen zeigte die der Schleimhaut unmittelbar anliegende Schicht der Cuticula zusammen mit ihren zapfenförmigen Fortsetzungen in die Lumina der Drüsen nach Einwirkung von Thioninlösung intensive rothviolette Färbung, während Schleimhaut und Drüsenzellen blau gefärbt waren, die oberflächlichen dem Binnenraum des Magens zugekehrten Schichten der Cuticula dagegen ganz ungefärbt blieben (wahrscheinlich in Folge der Einwirkung des Magensaftes). In gleicher Weise wie das Secret der erwähnten Becherzellen wird auch der Inhalt der Secretionszellen einiger bei Carminfärbung als Schleimdrüsen sich darstellender Gebilde von mucinfärbenden Lösungen nicht tingirt, worüber nähere Mittheilungen weiter unten erfolgen werden.

Der Inhalt der Theca zeigt unter dem Mikroskope an gefärbten Schnitten in gleicher Weise wie der aus derselben hervorquellende Schleim meist das Aussehen eines ziemlich dichten Netzes mit nur schwach gefärbten oder farblosen Maschen. Hin und wieder, so unter anderem auch an Schnitten von Schleimhäuten, die nach Paneth's Vorschlag mit gesättigter Pikrinsäurelösung fixirt worden sind, gewahrt man anstatt des Netzes eine anscheinend körnige Structur. Letztere ist aber meinen Wahrnehmungen nach ebenso ein Kunstproduct, wie die Netzstructur. Das Secret ist allerdings aus Kügelchen zusammengesetzt, aber dieselben sind an fixirten und aufgehellten Präparaten meist nicht mehr wahrnehmbar und zeigen einen wesentlich bedeutenderen Durchmesser, als die eben erwähnten zarten Körnungen in gegefärbten Schnitten. Man findet sie eben nur an Faltenschnitten von becherzellenhaltigen Schleimhäuten frisch getödteter Thiere, die ohne Zusatzflüssigkeit oder in humor aquaeus sofort unter das Mikroskop gebracht werden; doch auch hier entziehen sie sich oft der Wahrnehmung, wahrscheinlich in Folge verschiedener Quellungszustände, welche verschiedenen Secretionsstadien entsprechen. Aeltere Forscher, die nothgedrungener Weise mehr mit frischem Material gearbeitet haben, erwähnen sämmtlich die körnige Beschaffenheit des Secretes in den Becherzellen, so Leydig, Kölliker, Gegenbaur, Krause, insbesondere aber F. E. Schultze u. a., während die Darstellungen der neueren Unter-

sucher wesentlich den Befunden an künstlich präparirten Objecten ihren Ursprung verdanken[1]). Bei der Beschreibung der Zellen im Oviduct der Frösche werde ich meine eigenen diesbezüglichen Wahrnehmungen specieller darlegen und auseinandersetzen, wie ich mir die Entstehung der künstlichen Netzstructur vorstelle.

Das Secret der Becherzellen sammelt sich in einem vacuolenartigen Raume an dem freien breiteren Ende der Epithelzelle. Bei Tritonen, Eidechsen, Fröschen bildet dasselbe in einzelnen Zellen nur ein kleines dicht am freien Epithelsaum gelagertes Kügelchen, im anderen erscheint es grösser, längsoval und treibt die Zelle buchtig auf, in den meisten Becherzellen warmblütiger Thiere erfüllt es den grössten Theil des kolbig ausgedehnten Zellkörpers und verdrängt den Kern nebst umgebendem Protoplasmarest nach dem spitzen angehefteten Ende der Kegelzelle. Wird das Secret aus der Zelle völlig ausgestossen, so fällt dieselbe zusammen und bietet dann das Bild der erwähnten „schmalen“ Zellen, welche von den übrigen schleimfreien Zellen des Epithels durch die dunklere Tinction ihres Protoplasmas sich deutlich abheben. Sie zeigen weder Cuticularsaum noch Cilien und lassen zuweilen noch den Ueberrest der Theca als flache Einbuchtung erkennen. An Stellen, welche normal zahlreiche Becherzellen enthalten, wie z. B. in den Crypten der Mastdarmschleimhaut, zeigt nicht nur die Theca der Becherzellen die charakteristische Mucinfärbung, sondern auch die gewöhnlichen plasmareichen Cylinderzellen bieten nach Tinction mit Thionin eine diffuse weniger intensive roth-violette Färbung eines kleineren oder grösseren Antheiles des anscheinend protoplasmatischen Zellinhaltes neben blauer Färbung des Kernes und übrigen Protoplasmarestes, insbesondere im blinden Endtheile der Crypten, welcher auch von Bizzozero als weniger schleimhaltig besonders markirt wird[2]). Es scheint somit, als ob sich in den gewöhnlichen Cylinderzellen ebenfalls Mucin bilde, welches das Plasma zunächst scheinbar diffus infiltrirt und erst weiterhin sich in einer grösseren Vacuole ansammelt, wobei dann die letztere allmählich in eine Becherzelle umgewandelt wird. Vielleicht sam-

---

1) Die entsprechenden Literaturnachweise sind in der citirten Arbeit von J. Paneth sorgfältig zusammengetragen: Archiv für mikr. Anat. Bd. 31, 1888, S. 147—170.

2) Archiv für mikr. Anat. Bd. 33, 1889, S. 222.

melt sich aber auch das Secret, ähnlich wie in den Zellen der zusammengesetzten Schleimdrüsen, in zerstreuten kleinen Vacuolen, die erst allmählich zu einer grösseren Vacuole zusammenfliessen und auf diese Weise eine Becherzelle herstellen. Die Annahme, dass das Secret der letzteren von einem protoplasmatischen Gerüst durchflochten sei, welches bei der Secretion zusammen mit der „Filarmasse" ausgestossen werde [1]), erscheint mir wenig wahrscheinlich.

Fassen wir alle im Vorstehenden dargelegten Wahrnehmungen zusammen, ziehen wir dabei insbesondere den unzweifelhaft sehr bedeutenden Wechsel in der Zahl und Entwickelung der Becherzellen, sowie die Bildung von Schleimzellen aus serösen Drüsenzellen in Betracht, so kann man nicht umhin, nach der Seite derjenigen Forscher zu incliniren, welche die Entstehung der Becherzellen aus der schleimigen Metamorphose der gewöhnlichen Epithelzellen ableiten. Andererseits unterfange ich mich aber nicht, auf diese schwierige Frage eine bestimmte Antwort zu ertheilen, vielmehr bin ich sicher, dass dieselbe erst durch ganz specielle mittelst der Färbemethode angestellte Untersuchungen entschieden werden wird. Dieselben werden zunächst zu zeigen haben, welche physiologischen Vorgänge die Entleerung resp. den Zerfall der Becherzellen bewirken und welche Bedingungen die Entstehung derselben begünstigen. Dann wird man untersuchen müssen, ob die Becherzellen nicht längere Zeit hindurch secerniren und ihr Secret nur allmählich und theilweise entleeren (was mir nach den Befunden an den Mastdarmcrypten sehr wahrscheinlich erscheint), oder ob das Secret auf einmal ausgestossen wird; die völlige Ausstossung wird zwar durch die „schmalen" Zellen erwiesen, aber die letzteren sind nicht so zahlreich, dass dadurch die ständige totale Entleerung des Secretes sichergestellt würde. Weiterhin wird zu erforschen sein, ob die entleerten (resp. schmalen) Zellen jedesmal zu Grunde gehen oder sich neu mit Secret füllen oder auch in gewöhnliche Epithelzellen umwandeln. Ferner wird bei dieser Gelegenheit auch die Frage zur Entscheidung gelangen, wie viel Zeit vergehen muss nach totaler Entleerung des Schleimes bis zu dessen Neubildung. Jedenfalls ist der zur Regeneration

1) List, Biol. Centralbl., IV, 1886, S. 283. — Stöhr, Die Schleimdrüsen. Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1887, S. 438.

des Secretes erforderliche Zeitraum nicht sehr kurz, sicherlich länger als in den Speicheldrüsen, dem Pankreas, den Pepsindrüsen u. a. Der Modus der Becherzellenbildung wird sich dann ebenfalls von selbst ergeben, es wird sich zeigen, ob die fertigen Cylinderzellen schleimig degeneriren oder ob die Becherzellen nur aus jungen Ersatzzellen des Epithels hervorgehen, deren reiche Entstehung durch die in den Darmcrypten so zahlreichen Mitosen dargethan wird. Es ist nicht unwahrscheinlich, dass eine reichere Schleimzellenbildung nach der Ausgleichung von entzündlichen (catarrhalischen) Reizzuständen erfolgt.

Schleim- und seröse Drüsen. Die Formverhältnisse der secernirenden Elemente in den Schleim- und serösen Drüsen sind bis in die subtilsten Einzelheiten von den bewährtesten Forschern so erschöpfend beschrieben worden, dass ich deren Darstellung nichts wesentlich Neues beizufügen vermag. Ich kann mich demnach auf die Mittheilung derjenigen Befunde beschränken, welche ich bei sehr umfangreicher Anwendung der mucinfärbenden Präparate erhalten habe. In den Drüsen der Zungenwurzel, des weichen Gaumens und Schlundes bewirken diese Farbstoffe ständig die charakteristische Tinction des Mucins. Dieselbe erscheint aber nie völlig gleichmässig in sämmtlichen Drüsenschläuchen. Immer findet man zwischen intensiv gefärbten blasser sich darstellende Schläuche oder Zellengruppen, ja häufig bleibt eine grössere oder geringere Zahl derselben fast ganz farblos. Diese Erscheinung bildet aber keineswegs die Folge mangelhafter Einwirkung der Farblösung. Zwar wird man finden, dass bei verlängerter Wirkungsdauer und verstärkter Concentration der letzteren häufig ein vollkommeneres Färberesultat erzielt wird, aber dies ist nicht ständig der Fall. Oft bleibt trotzdem die Färbung unvollständig oder mindestens ungleichmässig, die vorher schon gut tingirten Theile werden intensiver gefärbt, als die anderen zuvor farblos verbliebenen Stellen, welche ausserdem häufig auch eine mehr bläuliche Nüance zeigen. Verwendet man anstatt Thionin eine Lösung von Methylenblau oder Safranin, so erhält man wesentlich übereinstimmende Resultate. Die aufgeklebten Serienabschnitte sind besonders geeignet zu dergleichen vergleichenden Versuchen, indem sie die Möglichkeit gewähren, fast identisch sich darstellende unmittelbar benachbarte Stellen der-

selben Drüse der Einwirkung verschiedener Farblösungen zu unterwerfen. Man gelangt bei solchen Versuchen sehr bald zur Ueberzeugung, dass wo Drüsen mit reichem Mucingehalt vorhanden sind, auch stets gute Färbung erfolgt, während bei sparsamem Mucingehalt auch die Färbung mangelhaft ausfällt, wie z. B. bei Thieren, an welchen länger dauernde Vivisectionen vor der Fixirung der Schleimhaut ausgeführt worden sind.

Die sich unvollkommen färbenden Drüsenschläuche bieten nun aber, wie dies ja schon von Stöhr[1]) nach Pilocarpinwirkung nachgewiesen worden ist, keineswegs das Aussehen von serösen Drüsen dar, etwa wie die der Submaxillardrüse vom Hunde nach länger währender Nervenreizung, vielmehr unterscheiden sich ihre Zellen, abgesehen von der differenten Färbung, anscheinend sehr wenig von mit Schleim beladenen Elementen. Nach stärkerer Secretion in Folge dauernder Einwirkung intensiverer Reize dürften jedoch auch in den Schleimhautdrüsen auffälligere Veränderungen sich nachweisen lassen, wie dies aus den Mittheilungen von Lawdowsky und Hebold hervorgeht[2]). Wenn nun aber die Formveränderungen der Drüsenzellen nach Ausstossung des Schleimes bei mässiger Reizung im Allgemeinen wenig auffällig sind, so wird diese Erscheinung doch wohl nur dadurch ermöglicht, dass das Mucin durch einen anderen Stoff ersetzt wird, der zunächst aus eiweissartigen Substanzen besteht, aber sehr bald in nicht färbbare Modificationen derselben (Mucigen) sich umsetzt.

Wesentlich gleiche Verhältnisse wie die mucinärmeren Schläuche der wahren Schleimdrüsen, bieten die Schleimspeicheldrüsen und insbesondere die Unterkieferdrüse von Hund und Katze[3]). Die Orbitaldrüse vom Hunde unterscheidet sich in Bezug auf

---

1) P. Stöhr, Ueber Schleimdrüsen. Festschrift für A. v. Kölliker. Leipzig 1887, S. 439.

2) Dr. M. Lawdowsky, Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen etc. Archiv für mikr. Anat. Bd. 13, 1877, S. 335. — O. Hebold, Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen. Diss. Bonn 1879. Letztere Arbeit stand mir nicht zu Gebote; die betreffende Notiz entnehme ich der Abhandlung von Stöhr, S. 440.

3) Speicheldrüsen von Schlachthieren habe ich nicht untersuchen können, weil der Zutritt zu den Schlachthäusern hier in Warschau Privatpersonen in letzterer Zeit streng untersagt worden ist.

Mucinreichthum nur sehr wenig von den echten Schleimdrüsen; bei den von mir untersuchten Thieren waren die Drüsenelemente stets nur wenig schwächer mit Mucin erfüllt, als die der Zungenschleimdrüsen. Randzellen konnte ich bei Thioninfärbung nicht deutlich wahrnehmen, bei Carminfärbung zeigte sich zwar scheinbar ein schmaler kernhaltiger Protoplasmasaum an der Peripherie der Drüsenschläuche, derselbe wurde aber durch den peripheren Abschnitt der schleimhaltigen Elemente gebildet. Ich will damit die Befunde Lawdowsky's keineswegs in Zweifel ziehen, sondern glaube nur, dass das Vorkommen wahrer Randzellen in der Orbitaldrüse kein constantes ist. Bei der Katze fand ich an entsprechender Gegend des Kopfes nur ein an die Mundschleimhaut unmittelbar anstossendes kleines Drüsenconglomerat, welches in seinem histologischen Verhalten mit den übrigen Mundschleimdrüsen völlig übereinstimmte.

Die Unterkieferdrüse von Hund und Katze zeigte einen sehr wechselnden Gehalt an Mucin. Selten erhielt ich mit Thionin oder Methylenblau eine gleich intensive Färbung, wie in der Orbitaldrüse des Hundes, meist war sie bedeutend schwächer oder selbst kaum wahrnehmbar. Trotzdem zeigten die zelligen Elemente ganz das Aussehen, wie in secretreichen Schleimdrüsen, wurden auch in ihrem secretführenden Abschnitte von Carmin nicht gefärbt, auch die Randzellen schienen viel weniger entwickelt, als dies in Präparaten der Fall war, welche ich vor Jahren angefertigt hatte. Aus diesen Wahrnehmungen glaube ich den Schluss ziehen zu müssen, dass einerseits die Formverhältnisse in dieser Drüse keine so gleichmässigen sind, wie im allgemeinen angenommen wird, vielmehr einem ziemlich häufigen Wechsel unterliegen, der sich jedoch unter gewöhnlichen physiologischen Verhältnissen nicht so schnell vollzieht, wie bei künstlicher Nervenreizung, und dass andererseits die zelligen Drüsenelemente einen Stoff in ihrem Körper aufspeichern, welcher in verschiedenen Verhältnissen mit Mucin gemischt sein kann und mit demselben darin übereinstimmt, dass es von Carmin ebenfalls nicht gefärbt wird. Die Unterkieferdrüse ist eben keine reine Schleimdrüse, sondern producirt ein gemischtes Secret, welches in verschiedenen Secretionsphasen einen grösseren oder geringeren Gehalt an Mucin aufweist, wie dies ja auch aus den Reizversuchen von Heidenhain hervorgeht. Einen noch wesentlich geringeren

Mucingehalt fand ich meist in den bei Carminfärbung als Schleimdrüsen sich darstellenden Speicheldrüsen von Meerschweinchen und Ratte. Schnitte derselben wurden mit Lösungen von Thionin nur sehr schwach oder kaum wahrnehmbar roth-violett gefärbt, während Protoplasma und Kerne eine gute blaue Färbung annahmen. Die Speicheldrüsen der Nager bieten bekanntlich viel abweichendes von der Vertheilung und Structur der Drüsen bei Carnivoren (Hund und Katze) und versprechen ein recht lohnendes Forschungsgebiet an der Hand der neuen Färbemethoden. Mir selbst gebrach es an Zeit zu erschöpfender Bearbeitung dieses Gebietes. Erwähnen will ich hier nur, dass in der Submaxillaris von Maus und Ratte die mit Stäbchenzellen ausgekleideten „Speichelröhren“ der serösen Drüse relativ sehr stark entwickelt sind und bei Färbung von Schnitten in Sublimat fixirter Drüsen mit Ehrlich-Biondischer Mischung durch die stark rothe Tinction der den Zellenleib durchsetzenden Granula eine höchst auffällige und bemerkenswerthe Erscheinung darbieten. — Auch bei einem nicht völlig ausgewachsenen Igel erhielt ich mit Thionin nur eine ganz schwache roth-violette Färbung an einzelnen Schnitten der Unterkieferdrüse, während andere ganz ungefärbt blieben, obschon ihre Secretionszellen ganz das Aussehen von Schleimzellen darboten. Auch die Randzellen waren relativ schwach entwickelt.

Speicheldrüsen von erwachsenen Menschen habe ich auf ihren Mucingehalt nicht untersucht, weil ich keine Gelegenheit hatte, frische und normale Organe zu erlangen. Kinderleichen erhielt ich 12 bis 24 Stunden nach dem Tode. So viel ich an diesem recht ungünstigen Materiale habe constatiren können, bieten Unterkiefer- und Unterzungendrüse das Aussehen von Drüsen „mit gemischtem Epithel“, indem in zahlreichen Drüsenschläuchen zwischen den „serösen“ oder „Eiweisszellen“ einzelne oder ganze Gruppen schleimhaltiger Elemente eingelagert waren. Einen exquisiten Character solcher Drüsen mit gemischtem Epithel (nach der Bezeichnung von Paulsen) bieten aber die Unterzungendrüsen [1]) von Hund und Katze nach der übereinstimmenden Beschreibung verschiedener Forscher (Heidenhain, Beyer,

---

1) Von Ranvier (Archives de physiologie normale et pathologique, 3me série, tome 8, 1886, S. 223) als glandulae retrolinguales bezeichnet.

Klein, Stöhr[1])). Man findet hier Drüsenschläuche mit serösen, andere mit Schleimzellen und endlich auch zahlreiche Schläuche mit zwischen die serösen Zellen eingestreuten kleineren oder grösseren Gruppen von schleimhaltigen Elementen. Der Anschein von Drüsenbläschen mit relativ stark entwickelten Randzellen, welche eine an das Drüsenlumen grenzende Schicht von Schleimzellen völlig umhüllen, entsteht hier meist dadurch, dass die secernirenden Elemente nicht in ihrer Totalität, sondern nur in ihrem, dem Lumen des Drüsenschlauches zugekehrten centralen Abschnitt der schleimigen Umwandlung unterworfen sind, während der periphere, den Kern einschliessende protoplasmareiche Abschnitt das Aussehen einer „Eiweisszelle" bewahrt, ganz entsprechend den die Elemente der Drüsen in der Nasenschleimhaut darstellenden Zeichnungen von Paulsen[2]). Entsprechende Bilder zeigen sich nicht nur an „Schrägschnitten", sondern auch an den gelungensten Längs- und Querschnitten, welche parallel oder senkrecht zur Axe des Drüsenschlauches geführt die das Lumen begrenzenden einfachen Zellschichten in der Schnittfläche vorweisen. Es hält übrigens nicht so schwer, eine klare Einsicht in die betreffenden Verhältnisse zu gewinnen, wenn man sich die Mühe nicht verdriessen lässt, eine Injection der Drüsengänge mit gefärbter Masse herzustellen, welche eine leichte Orientirung über den Verlauf der Drüsenschläuche gestattet. Aehnliche Verhältnisse, wie die Unterzungendrüse von Hund und Katze weist nach Schiefferdecker's[3]) Darstellung auch die betreffende Drüse beim erwachsenen Menschen auf, doch muss ich Paulsen[4]) vollkommen beistimmen, wenn er meint, dass die Fig. 7 (2—3) in

---

1) Heidenhain, Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung. Studien des physiol. Institutes zu Breslau, Hft. 4, 1868. — Physiol. der Absonderungsvorgänge. Handb. der Physiol. herausgegeben von L. Hermann. Bd. V, Thl. 1. — Beyer, Die Glandula sublingualis, ihr histol. Bau u. ihre function. Veränderungen. Diss. Breslau 1879. — E. Klein, Grundzüge der Histologie. Deutsch von A. Kollmann. 2. Aufl. Leipzig 1890. — Stöhr l. c. S. 431.

2) E. Paulsen, Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut, besonders die Bowman'schen Drüsen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 26, 1886, Taf. X u. XI, Fig. 2 u. 8.

3) P. Schiefferdecker, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 23, 1884, Taf. XX.

4) E. Paulsen, l. c. S. 315.

der Abhandlung von Schiefferdecker, welche den gefärbten Durchschnitt eines Drüsenbläschens aus der menschlichen Unterzungendrüse wiedergiebt, nicht so aufzufassen sei, als ob sie zwei Zellschichten darstelle, d. i. periphere seröse Randzellen und centrale Schleimzellen, sondern nur eine einzelne Zellschicht mit centralem mucinbildendem (kernfreiem) Abschnitt. Uebrigens trifft man bei zahlreichen Hunden und Katzen noch viel mehr wechselnde Formverhältnisse in der Unterzungendrüse, als in der Unterkieferdrüse an, welche ich aber nicht als individuelle Eigenthümlichkeiten auffassen möchte, sondern als bei der Fixirung gerade vorhandene Secretionszustände.

Was die Form des Secretes an den tingirten Schnitten der Schleimdrüsen und der schleimsecernirenden Speicheldrüsen anbetrifft, so habe ich oben schon erwähnt, dass das durch die Fixirungs- und Erhärtungsmittel in den Ausführungsgängen niedergeschlagene Secret das Aussehen eines mässig weitmaschigen Netzes darbietet. Das gleiche Verhalten zeigt auch meist der Inhalt der Schleimzellen, nur sind die Maschen des Netzes wesentlich dichter; selten habe ich ein mehr körniges Aussehen wahrgenommen. Eine Erklärung der Entstehung der netzförmigen Anordnung werde ich unten zu liefern versuchen, hier will ich nur bemerken, dass meiner Ansicht nach dasselbe in wesentlich gleicher Weise entstehen dürfte, wie in den Becherzellen. Während aber in letzteren das Secret wahrscheinlich in einer einzelnen grossen Vacuole angesammelt ist, vertheilt es sich in den Drüsenzellen in dicht gelagerten kleinen Maschenräumen des Protoplasmas. Im frischen Zustand in humor aquaeus untersucht erscheint der Zellinhalt körnig, wie dies auch schon von Heidenhain in seinen grundlegenden Arbeiten hervorgehoben worden ist und auch von Lawdowsky erwähnt wird; aus zerquetschten Zellen treten die Körnchen frei hervor. Bei der Herstellung, Färbung und Aufhellung von Schnitten wird die körnige Structur verwischt und es kommt eine meiner Ansicht nach künstliche Netzstructur zum Vorschein, die mit der Anordnung der Protoplasmastränge nichts gemein hat. Letztere sind fein und zart und erscheinen am deutlichsten an durch Maceration isolirten Zellen, während das scheinbare Secretnetz aus groben Fäden mit engen Maschen besteht.

In den serösen Speicheldrüsen und Ebner'schen Zungendrüsen

werden Protoplasma und besonders die Kerne mit Thionin mehr weniger intensiv blau gefärbt. In noch höherem Maasse nehmen die Pankreaszellen den Farbstoff auf und zeigen sogar auch violette Färbung, falls keine energische Sublimatwirkung vorher stattgefunden hat, doch unterscheidet sich dieselbe auf den ersten Blick von der Mucinfärbung. In den ständig als seröse Drüsen sich darstellenden Gebilden können jedoch auch wahre Schleimzellen vorkommen. So haben Heidenhain und Kamocki[1]) in der Glandula parotis des Hundes einzelne Drüsenschläuche angetroffen, welche Schleimzellen enthielten, und ich selbst habe nach Thioninfärbung in den Ebner'schen Zungendrüsen von einem Meerschweinchen wiederholt zwischen die serösen Zellen eingestreute vereinzelte Schleimzellen wahrgenommen.

Die Schleimhaut des Pharynx setzt sich unmittelbar fort in die des Kehlkopfes und der Nasenhöhle, dem entsprechend findet man auch in diesen beiden Körpertheilen Schleimdrüsen, welche im wesentlichen eine Fortsetzung bilden der Pharynxdrüsen. Beim Menschen bieten nicht nur die Drüsen im Eingang des Kehlkopfes, sondern auch unterhalb desselben, sowie in der Trachea und deren weiteren Verzweigungen wesentliche Uebereinstimmung mit den Schleimdrüsen des Schlundes. Selbst bei Kindern fand ich in diesem stets schleimhaltige Zellen, wenn auch ihr Mucingehalt oft ein geringer war. Dasselbe Verhalten zeigten auch die Drüsen in Kehlkopf und Luftröhre bei einem Kinde, einem Schweine und mehreren grösseren Hunden. Bei kleineren Thieren (Katze, Kaninchen, Meerschweinchen, Ratte, Maus) endigen dagegen die Schleimdrüsen im Morgagni'schen Ventrikel; zwischen der Anheftungsstelle der Stimmbänder am Schildknorpel und unterhalb derselben fand ich nur Drüsen mit schleimfreien Zellen. Ihre Schläuche unterscheiden sich aber wesentlich von den der serösen Zungen- und Speicheldrüsen durch ein relativ sehr weites Lumen und niedrigere (mehr cubische) Gestalt der Zellen. Auch beim Menschen und grösseren Säugern macht sich in den schleimsecernirenden Drüsen der Athemwege ein weites Lumen und niedrige

1) Heidenhain, Physiologie d. Absonderungsvorgänge. Handb. der Physiol. von L. Hermann, Bd. V. Thl. 2. — Kamocki, Ueber die Entstehung der Bermann'schen tubulösen Drüsen. Internationale Monatsschrift für Anat. u. Histol. Bd. 1, 1884, S. 389.

Zellform der Schläuche auffällig bemerkbar. Ich bin nun aber überzeugt, dass die scheinbar serösen Drüsen bei gewissen noch näher zu erforschenden Körperzuständen (sei es normalen temporär wechselnden, sei es pathologischen, z. B. Catarrh), auch Schleim secerniren und alsdann auch schleimhaltige Zellen aufweisen können. Bei einer Katze fand ich z. B. zahlreiche Schleimzellen zwischen die rerösen Drüsenzellen im unteren Theile des Kehlkopfes eingestreut, entsprechend den Becherzellen im Epithel an der Innenfläche desselben Kehlkopfes; in einem andern Falle fand ich nur einzelne Schleimzellen und in allen übrigen Fällen nur schleimfreie Drüsen.

In der Nasenschleimhaut von erwachsenen Menschen und Kindern constatirte ich stets die Anwesenheit von Schleimdrüsen, selbst in der die oberste Muschel bekleidenden Membran, nur waren hier die Drüsen einfacher und kürzer, wie an den unteren Muscheln und boten zum Theil die Gestalt fast einfacher, leicht gewundener Schläuche; von den Bowman'schen Drüsen der Riechgegend bei Thieren unterscheiden sie sich durch ein weiteres Lumen und niedrige, fast abgeplattete Form der auskleidenden Zellen. Ich zweifle indessen nicht daran, dass auch beim Menschen Drüsen mit gemischtem Epithel in der Nasenschleimhaut vorkommen, wie sie von Paulsen[1]) beschrieben worden sind. Ich selbst hatte keine Gelegenheit, normale und ganz frische menschliche Nasenscheimhaut zu erlangen; bei nach längerer Erkrankung verstorbenen Menschen ist die Schleimhaut immer mehr weniger krankhaft afficirt. An den von mir untersuchten Präparaten vom Menschen war die Färbung der Drüsenzellen stets eine sehr ungleichmässige, doch habe ich keine solchen Verhältnisse angetroffen, wie sie von Paulsen beschrieben werden. Während nun dieser auch in der Schleimhaut der regio olfactoria und respiratoria bei Thieren regelmässig Drüsen mit gemischtem Epithel vorgefunden hat, habe ich danach oft vergeblich gesucht. Bei einem Hunde fand ich sehr schön die von Paulsen dargestellten Verhältnisse: zwischen die serösen Drüsenzellen eingestreute grössere und kleinere Gruppen von Schleimzellen; an manchen Stellen Zellen mit nur centralem schleimbildendem Saume. Bei einem anderen Hunde und mehreren Katzen

1) Paulsen, l. c.

fand ich dagegen nur vereinzelte Schleimzellen und bei allen Nagern nur seröse Zellen. Bei letzteren gleichen auch die Drüsen der regio respiratoria mehr den serösen Speichel- und Zungendrüsen, sie haben meist ein enges Lumen in den Endschläuchen, während bei grösseren Thieren, und insbesondere beim Menschen, die schleimbereitenden Drüsenschläuche der Nase auch mehr mit den Drüsen des Pharynx und der Trachea übereinstimmen. Denen der Nasenschleimhaut wesentlich entsprechende Verhältnisse hat Paulsen[1]) in der Schleimhaut der Oberkieferhöhle angetroffen, d. h. Drüsen mit gemischtem Epithel, aber nicht bei allen untersuchten Thieren. Auch bei verschiedenen Individuen derselben Species fehlten in einem Falle die Schleimzellen, in anderen Fällen traten sie in verschiedenen Mengen auf. Trotzdem glaubt Paulsen diese variablen Befunde nicht als Ausdruck verschiedener Secretionszustände auffassen zu dürfen, sondern neigt anscheinend mehr dazu, sie von individuellen Eigenthümlichkeiten abzuleiten. Freilich erkennt er die Möglichkeit von Aenderungen des Aussehens der Zellen in Folge verschiedener Functionszustände an, meint aber, dass sie nur sehr langsam und allmählich sich vollziehen. Wenn ich nun auch der letzteren Annahme in Betreff der allmählichen Umwandlung von serösen in Schleimzellen beistimme, auch gerne zugebe, dass die Zellen der echten Schleimdrüsen wohl kaum vollständig das Aussehen seröser Zellen annehmen können, so glaube ich doch andererseits, dass die Umwandlung seröser Zellen in Schleimzellen in viel ausgiebigerem und reicherem Maasse erfolgt, als wie bisher im allgemeinen angenommen wurde, und dass die so vielfach differirenden Darstellungen der feineren Formverhältnisse der serösen, Schleim- und Speicheldrüsen bei verschiedenen Autoren zum grossen Theile auf die in stetem Wechsel befindlichen Secretionszustände zurückzuführen sind, wenngleich die letzteren meist nicht so schnell sich vollziehen, wie etwa in den Speicheldrüsen bei künstlicher Reizung oder während der Verdauungsvorgänge in Magen und Pankreas. Specielle Versuchsreihen mit Beihülfe der Färbemethode dürften darüber näheren Aufschluss geben.

Auf Grund der im Vorstehenden dargelegten Wahrnehmungen

---

1) Paulsen, Ueber die Schleimhaut, besonders die Drüsen der Oberkieferhöhle. Archiv für mikr. Anat. Bd. 32, 1888, S. 222.

möchte ich den Vorgang der Schleimzellenbildung in den Drüsen der Nasen- und Kehlkopfschleimhaut in Parallele bringen mit der Bildung von Becherzellen zwischen den Epithelzellen an der Oberfläche der Schleimhäute. Ich glaube nicht, dass die Becherzellen aus specifischen Bildungszellen hervorgehen, vermuthe jedoch, dass wohl nur jüngere noch nicht völlig differenzirte Epithelzellen sich in Schleimzellen umbilden, ebenso wie nicht jede Bindegewebszelle in eine Fettzelle sich umwandeln kann. In den echten Schleimdrüsen können umgekehrt die Drüsenzellen nicht mehr das Aussehen von ursprünglichen Eiweisszellen zurückgewinnen. In der Unterkieferdrüse von Hund und Katze ist jedoch die Möglichkeit einer solchen Rückbildung bis zu einer gewissen Stufe vorhanden, in noch höherem Maasse in der Unterzungendrüse. In letzterer sehen wir den ständig und wohl in ziemlich kurzen Zeiträumen erfolgenden Umwandlungsprozess der plasmareichen Zellen in mucinhaltige in voller Thätigkeit und ebenso erfolgt hier auch die Rückbildung in plasmareiche Zellen nach Ausstossung des Mucins. Letzterer Vorgang lässt sich durch mässige Nervenreizung auch in der Unterkieferdrüse erzielen; nach mässig vermehrter Absonderung büssen deren Zellen ihren Mucingehalt ein, werden kleiner und sind schliesslich von den mehr nach dem Lumen vorrückenden schleimfreien Randzellen kaum zu unterscheiden. Nach Heidenhain's und Lavdowsky's Darstellungen sollen nach stundenlang mit kurzen Intervallen fortgesetzter mässiger Nervenreizung die Schleimzellen völlig zerfallen und durch die sich vermehrenden Randzellen ersetzt werden. Als ich vor einer Reihe von Jahren mehrere derartige Versuche angestellt hatte, vermochte ich einen Zerfall der Drüsenzellen nicht wahrzunehmen, vielmehr fand ich an vom Ausführungsgange aus injicirten vorher lange Zeit hindurch gereizten Drüsen, dass die Randzellen ihre ursprüngliche charakteristische Lage und Beziehung zum Lumen des Schlauches bewahrt hatten und nur zwischen den stark verkleinerten und ganz schleimfreien Secretionszellen mehr nach dem Lumen zu vorgerückt waren. Ich glaube somit, dass die Randzellen auch in der Unterkieferdrüse sich in Schleimzellen umbilden, aber langsamer und weniger ausgiebig, als in der Unterzungendrüse, und dass bei völliger Schleimentleerung der Unterschied beider Zellformen in ersterer sich nicht völlig verwischt. Sicherere Aufschlüsse über diese Verhältnisse wird

man jedoch erst durch neue Reizversuche erzielen, bei welchen die Mucinfärbung und Injectionen der Ausführungsgänge mit zu Rathe gezogen und die Unterschiede in dem Verhalten der Glandula orbitalis, submaxillaris und sublingularis ausreichend berücksichtigt werden.

Wie ich aus einem kürzlich mit Prof. Flemming geführten Briefwechsel entnehmen konnte, ist dieser erfahrene Forscher bereits vor längerer Zeit zu analogen Schlüssen über das Verhältniss der mucinhaltigen Zellen zu den mucinfreien gelangt und hat denselben auch in seinen Vorlesungen wiederholt Ausdruck verliehen. Er beabsichtigte, seine Anschauungen in den Verhandlungen des Kieler physiol. Vereins zu publiciren. Mir selbst gereichte es zu besonderer Genugthuung, unsere beiderseitige wesentliche Uebereinstimmung in dieser Frage constatiren zu können, und war es für mich von grossem Werthe, eine Anzahl meiner Präparate dem hochgeschätzten Herrn Collegen zur Prüfung vorlegen zu dürfen.

Die langen gewundenen Eileiter der Frösche und Kröten liefern bekanntlich das Material für die stark quellende Gallerthülle, welche die entleerten Eier mit einander zu Klumpen oder Schnüren vereinigt; beim Durchtritt durch den Eileiter werden die Eier von dem durch die Drüsen abgeschiedenen Secret überzogen. Die grossen cylindrischen secernirenden Zellen des Eileiters sind in cryptenartigen Ausbuchtungen der Schleimhaut angeordnet, welche mit den Lieberkühn'schen Crypten des Mastdarmes von Säugern viel Uebereinstimmung zeigen. E. Neumann[1]) hat diese Gebilde und ihr Secret bereits vor längerer Zeit durchaus sachgetreu beschrieben; vor ihm hat auch A. Boettcher[2]) bereits eine kurze Darstellung des Baues der Froscheileiter geliefert. Die innere Fläche des Eileitercanals ist mit Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Elemente theils Cilien tragen, theils zu Becherzellen umgebildet sind. An tingirten Durchschnitten von Eileitern, die während des Durchtrittes der Eier fixirt worden sind, zeigt

1) E. Neumann, Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel beim Frosch. Anhang: Die Drüsen der Froscheileiter. Archiv für mikr. Anat. Bd. 11, 1875, S. 372.

2) A. Boettcher, Ueber den Bau und die Quellungsfähigkeit der Froscheileiter. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 37, 1866, S. 174.

das die letzteren einhüllende fertige Secret die characteristische Färbung und netzartige Anordnung des Mucins. Die gleiche Färbung bietet der Inhalt der Becherzellen und der grossen Drüsenzellen. Thionin tingirt nämlich diese Theile roth-violett, Kerne, Flimmerzellen und äussere Faserhülle des Eileiters blau; Saffranin liefert eine orange Färbung des Secretes, der Becher- und Drüsenzellen, während die übrigen Theile roth tingirt werden. Der Inhalt der Drüsenzellen erscheint dabei nur stellenweise körnig, meist bietet er ein netzförmiges Aussehen dar. An mit Thionin gut gefärbten, möglichst dünnen Schnitten des Eileiters sieht man ein aus zarten blauen Fäden gebildetes Netzwerk, welches von der ebenfalls blauen Grenzschicht der benachbarten Zellen (der Zellmembran) ausgehend, den schleimigen Zellinhalt durchsetzt. Die Maschen dieses Protoplasmagerüstes sind weiter, als die des roth-violetten Schleimnetzes.

Frisch unter das Mikroskop gebracht zeigt das Secret des Eileiters und der Inhalt der Secretionszellen während und nach der Eiablage eine ziemlich homogene Beschaffenheit mit eingestreuten zahlreichen feinen Körnchen. Bei Exemplaren von Rana esculenta, welche gegen Ende Mai und Anfang Juni eingefangen worden waren, zeigten sich bei alsbald vorgenommener Untersuchung die Drüsenzellen des Eileiters in frischem Zustande mit hellen, sich leicht isolirenden Kügelchen verschiedener Grösse dicht erfüllt, die einen Durchmesser bis zu 0,004 mm erreichten und ein kleines, stärker lichtbrechendes Körnchen einschlossen. In der Neumann'schen Mittheilung sind diese Kügelchen gut beschrieben und wird darin auch bereits mitgetheilt, dass bei Wasserzusatz ein Aufquellen der Kügelchen sich nicht direct wahrnehmen lässt. Untersucht man jedoch den aus dem Eileiter hervorgequollenen Inhalt, nachdem derselbe durch längeren Aufenthalt im Wasser stark gequollen ist, so findet man nur eine ziemlich gleichartige Masse mit feinen Körnchen und ausgestossenen Zellkernen. Lässt man eine dünne Schicht zerquetschter Drüsenzellen auf dem Objectträger eintrocknen, befeuchtet sie dann für kurze Zeit mit starker Sublimatlösung, färbt sie nach Abspülen mit Alcohol mit concentrirter wässeriger Thioninlösung, extrahirt mit Alcohol und macht sie endlich durchsichtig mit Minot'scher Oelmischung, so sieht man die Kügelchen ziemlich intensiv roth gefärbt, während die Kerne blaue Färbung anneh-

men. Werden dagegen dieselben Eileiter in Sublimat fixirt und in Paraffin eingeschmolzen, so zeigen daraus angefertigte Schnitte weder eine Spur der Kügelchen, noch eine deutliche Schleimfärbung. Diese Befunde lehren einerseits, dass die Zusammensetzung des Zellinhaltes aus Kügelchen durch die nachfolgende künstliche Präparation verwischt wird, und andererseits, dass das Secret nicht immer die charakteristische Mucinreaction aufweist. Aller Wahrscheinlichkeit nach bestehen die Kügelchen in den Drüsenzellen nicht aus fertigem Mucin, sondern aus Mucigen, welches nur im Trockenpräparat Färbung annimmt. Im lebenden Organe quillt dieser allmählich unter dem Einfluss alkalischer Gewebsflüssigkeit und wandelt sich in wahres Mucin um. Während des Secretionsstadiums sind die Maschen des Protoplasmagerüstes in den Zellen von solchen gequollenen, keineswegs völlig homogenen Kügelchen dicht ausgefüllt. Bei Färbung von Schnitten fixirter Organe werden die peripheren Schichten der aneinandergelagerten Kügelchen intensiver tingirt, als die centralen und daraus resultirt meiner Meinung nach das Bild der netzförmigen Anordnung des schleimigen Secretes. Wo dasselbe bei seinem Austritt aus den Zellen seitlichem Druck ausgesetzt ist, da werden die gequollenen Kügelchen in die Länge gedehnt und erzeugen so das längsstreifige Aussehen des gefärbten sich vorwärts schiebenden Secretes. Wesentlich übereinstimmende Verhältnisse bedingen wahrscheinlich auch das netzförmige Aussehen aller übrigen im Vorhergehenden beschriebenen Schleimzellen und Secrete (der Becher-, Schleimdrüsenzellen u. a.). — Das fertige, mit den Eiern ausgestossene Secret der Eileiterdrüsen von Fröschen verliert nach der Quellung in Wasser nicht nur seine Färbefähigkeit, sondern wird auch durch Essigsäure nicht getrübt. Auch der Inhalt der Becherzellen im Darm zeigt, wie wir gesehen haben, unter dem Einflusse des Darminhaltes während der Verdauung eine verminderte Färbefähigkeit. — Mit den obigen im Wesentlichen übereinstimmende Wahrnehmungen hat Barfurth[1]) an den Zellen der Speicheldrüsen von Helix pomatica gemacht. Er fand in denselben ebenfalls aus Mucigen bestehende „Speichelkugeln", aus deren Zerfall zu feinen Körnchen erst das mit Hä-

---

1) D. Barfurth, Vergleichende histo-chemische Untersuchungen über das Glykogen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 25, 1885, S. 371.

matoxylin sich färbende Mucin hervorgeht, und nahm auch die sich vermindernde Färbefähigkeit des Secretes wahr, falls dasselbe längere Zeit in den Drüsenausführungsgängen zurückgehalten wurde. — Wie ich aus der soeben erhaltenen ausführlichen Publikation von Altmann[1]) ersehe, constatirt auch dieser Forscher in den Schleimspeicheldrüsen „Secretionskörner“, die durch seine Färbemethode mit Säurefuchsin nicht tingirt werden, auch stellt er auf seinen Zeichnungen Netzstructuren in den Drüsenzellen dar, welche durch die Färbung der die Körner vereinigenden Zwischensubstanz hervorgebracht werden. — Bei Färbung eines Trockenpräparates aus dem zerquetschten Inhalt eines Froscheileiters nach der Altmann'schen Methode (ohne vorgängige Einwirkung eines Fixirungsmittels) fand ich grössere Körner ungefärbt, dagegen die feinen Granula gut tingirt. Ob die letzteren den oben erwähnten in den grösseren Körnern enthaltenen Körnchen und den secretbildenden Elementen Altmann's entsprechen, muss erst durch weitere Untersuchungen festgestellt werden.

Die Untersuchungen von Paulicki[2]) über die Hautdrüsen des Axolotls, von Biedermann[3]) über die Nickhautdrüsen des Frosches und von P. Schultz[4]) über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander lassen eine erneute Untersuchung der Hautdrüsen von Amphibien mit Hülfe des mucinfärbenden Präparates sehr erwünscht erscheinen. Einige wenige diesbezügliche Versuche haben mir gezeigt, dass auf diesem Wege interessante Aufschlüsse über manche Secretionsvorgänge in den Hautdrüsen zu erzielen sein dürften, doch würden dazu ausführliche Versuchsreihen erforderlich sein. Die wenigen fragmentarischen Versuche, welche ich anzustellen die Gelegenheit hatte, erscheinen für die Publikation nicht geeignet. Ich kann daher hier nur kurz andeuten,

---

1) R. Altmann, Die Elementarorganismen und ihre Beziehung zu den Zellen. Leipzig 1890. Abthlg. VI.

2) Paulicki, Ueber die Haut des Axolotls. Archiv für mikr. Anat. Bd. 24, 1885, S. 120.

3) W. Biedermann, Zur Histologie u. Physiologie der Schleimsecretion. Sitzungsber. der Wiener Akad. Bd. 94, Abtheilung III, October-Heft 1886.

4) P. Schultz, Ueber die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Eine histol. Studie. Archiv für mikr. Anat. Bd. 34, Hft. 1, 1889.

dass ich trotz mehrfacher Versuche an den Nickhautdrüsen der Frösche keine charakteristische Mucinfärbung erhalten habe, während die Zellen in einzelnen kleineren Hautdrüsen des gefleckten Salamanders deutliche Mucinfärbung aufwiesen. Auch in einzelnen Giftdrüsen fanden sich bei einem frisch eingefangenen Salamander zwischen den grossen körnigen farblosen Zellen einzelne Zellen und Zellgruppen, welche mit Thionin rothviolette Färbung annahmen, bei einem überwinterten Exemplare war dagegen von Mucinfärbung nichts wahrzunehmen. Möglicher Weise deutet dieses eigenthümliche Verhalten auf eine genetische Beziehung der in den Drüsenzellen enthaltenen mucinähnlichen Substanz zu dem giftigen Secrete.

Ausser den im Vorhergehenden aufgeführten drüsigen Elementen zeigen auch ganz differente Gebilde nicht nur gleich nahe Beziehungen zu den basischen Farbstoffen, sondern auch ganz identische Metachromasie, insbesondere bei Tinction mit Thionin und Saffranin. Bekannt ist in dieser Beziehung das Verhalten des hyalinen Knorpels, dessen Grundsubstanz sehr intensiv und in ganz gleicher Weise gefärbt wird, wie das Mucin. An Schnitten von Nasenscheidewandknorpel und den Kehlkopfknorpeln kleiner Thiere erscheint die Grundsubstanz nicht gleichmässig tingirt, sondern nimmt in der unmittelbaren Umgebung von Zellen und Zellgruppen eine wesentlich intensivere Färbung an, als in grösserem Abstande von letzteren, wodurch der Anschein von die Zellen umhüllenden gefärbten Kapseln entsteht.

Auch das Gallertgewebe des Nabelstranges zeigt in seinen gallertreichen Theilen ein gleiches Verhalten zu den mucinfärbenden Präparaten. Thionin liefert an Schnitten der kindlichen Nabelschnur ein sehr prägnantes Bild: man erblickt hier anscheinend ein weitmaschiges Netz, dessen breite faserige Stränge und eingelagerte Zellen blau gefärbt sich darstellen, während die die Maschen ausfüllende Gallertmasse roth erscheint. Diese scheinbare Sonderung von Bindegewebe und Gallertmasse ist jedoch keine vollkommene; auch die vorwiegend roth gefärbten Theile werden von Fasersträngen und blauen Sternzellen durchflochten. Die gegensätzliche Färbung ist nur eine Folge der ungleichmässigen Vertheilung des faserigen und gallertartigen Bestandtheiles im Nabelschnurgewebe. Um recht instructive Bilder zu erhalten, em-

pfiehlt es sich, Schnitte von in Paraffin eingeschmolzenen Nabelschnurstücken vor der Färbung noch mit Sublimatlösung zu behandeln, da beim Fixiren das Sublimat in dem compacten Gewebe doch nicht ausreichend zur Wirkung gelangt. — Auf entsprechende Bilder in pathologischen Neoplasmen (Myxosarcomen) bin ich von Prof. Lukjanow hierselbst aufmerksam gemacht worden, der auch die Gefälligkeit hatte, mir ein entsprechendes, von Dr. A. Kosiński angefertigtes, mit Safranin tingirtes Präparat zu demonstriren.

Wie sind nun diese letzterwähnten Erscheinungen an der Grundsubstanz von Bindesubstanzgebilden zu deuten? Es ist wohl kaum anzunehmen, dass von Mucin wesentlich abweichende, anders constituirte Stoffe die gleichen charakteristischen Färbeerscheinungen zu Stande bringen, vielmehr lassen die bekannten chemischen Analysen kaum einen Zweifel daran aufkommen, dass Knorpelgewebe und Gallertgewebe reichlich Mucin enthalten, nur ist es in letzterem viel ungleichmässiger vertheilt als in ersterem. Auch das faserige Bindegewebe enthält Mucin, aber seine Menge ist zu gering, als dass seine Wirkung bei der Tinction zur Geltung kommen könnte. — Diese im Grunde doch noch sehr hypothetischen Erörterungen werden erst dann eine sichere factische Stütze erlangen, wenn durch specielle Versuche nachgewiesen sein wird, dass einerseits durch Lösung des Mucins die charakteristische Färbung der zurückbleibenden Substanz aufgehoben wird und dass andererseits der gelöste Stoff auch in isolirtem Zustande dasselbe Färbungsvermögen bewahrt, wie im gebundenen. Wenn wir nun aber auch zugeben wollten, dass die Färbung der im Knorpel und Gallertgewebe enthaltenen Substanz nicht durchaus durch die Anwesenheit von wahrem Mucin bedingt ist, so wird dadurch die Verwerthbarkeit der beschriebenen Färbemethode für den histologischen Nachweis des Mucins kaum beeinträchtigt, da beide bindegewebigen Producte leicht zu unterscheiden sind von mucinhaltigen zelligen Elementen.

Wesentlich erheblichere Schwierigkeiten könnte dagegen in dieser Beziehung ein anderes sehr verbreitetes Gewebselement bereiten, welches nicht nur ausgesprochenen zelligen Charakter zeigt, sondern noch in viel höherem Maasse von allen schleimfärbenden Präparaten tingirt wird, als selbst das Mucin des Schneckenfusses oder der Dickdarmbecherzellen, wenn es nicht durch seine Form,

seine charakteristische Vertheilung im lockeren Bindegewebe und die Färbung seines ausgesprochen körnigen Inhaltes von Drüsenelementen meist gleichfalls leicht zu unterscheiden wäre, nämlich die Ehrlich'schen Mastzellen. Die Granula derselben nehmen nicht nur die sämmtlichen Theerfarbstoffe begierig auf und halten sie fest gebunden, sondern zeigen auch mit Thionin, Saffranin u. a. die gleichen metachromatischen Erscheinungen, wie das Mucin. Auf Grund dieser tinctoriellen Uebereinstimmung hat Raudnitz[1]) die Behauptung aufgestellt, dass die Mastzellen mucös degenerirte Elemente seien. Nordmann[2]) glaubt durch eine grosse Versuchsreihe diese Annahme entschieden widerlegt zu haben. Mir selbst war die metachromatische Färbung der Mastzellen seit dem Erscheinen von Ehrlich's betreffenden Publikationen aus eigenen Untersuchungen wohl bekannt; ich hatte sie bei Färbungen von Schnitten mit Jodgrün, Methylgrün, Methylviolett und insbesondere mit Methylenblau und Safranin wiederholt wahrgenommen, also mit Farbstoffen, welche zum Theil auch in von amyloider Degeneration betroffenen Organen analoge Doppelfärbungen liefern. Bei meinen Mucinuntersuchungen habe ich nun neuerdings wiederholt die Gelegenheit gehabt, Mastzellen in der Umgebung der Zungendrüsen, der Speicheldrüsen, im Kehlkopf und Darmkanal bei verschiedenen Thieren oft in überreicher Zahl und in relativ bedeutender Grösse anzutreffen (insbesondere bei Ratten und einem Igel). Die Färbung ihrer Granula stimmte völlig mit der Färbung mucinreicher Drüsenelemente überein, ein wesentlicher textureller Unterschied von letzteren Gebilden manifestirte sich nur in dem Vorhandensein deutlicher scharf begrenzter Körnchen, welche den Farbstoff aufnahmen, während in den Drüsenelementen und Becherzellen durch die Tinction farbige Netze zum Vorschein gebracht werden. Wie wir aber gesehen haben, ist die Netzstructur wahrscheinlich ein Kunstproduct, und nur unter gewissen Umständen erscheint der Inhalt der letzteren Gebilde ebenfalls körnig, aber so deutliche Granula, wie in den Mastzellen, sind

---

1) R. W. Raudnitz, Beitrag zur Kenntniss der im Bindegewebe vorkommenden Zellen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 22, 1883, S. 228.

2) O. Nordmann, Beiträge zur Kenntniss und namentlich zur Färbung der Mastzellen. Internationale Monatsschrift für Anat. und Histol. Bd. 2, 1885, S. 107 u. 179.

nie wahrzunehmen. Die Kerne der letzteren bleiben bei kürzer dauernder Einwirkung der Farblösungen meist ungefärbt, indem die Granula den ganzen zugeflossenen Farbstoffvorrath an sich reissen; bei Ueberfärbung jedoch und nachfolgender Extraction mit Alcohol, insbesondere an Schnitten von mit Sublimat fixirten Objecten, nehmen die Kerne ebenfalls Farbstoff auf, erscheinen aber bei Thioninfärbung blau zwischen rothvioletten Körnern, bei Safraninwirkung roth zwischen orangefarbenen Granulis. Lässt man auf Mastzellen, deren Körner allein gefärbt sind, starke Essigsäure einwirken, so werden die Granula entfärbt, die Kerne dagegen stark, der Zellkörper schwächer und diffus tingirt. Bei einzelnen Thieren findet man aber auch ohne Essigwirkung ganze Gruppen von Zellen mit diffuser metachromatischer Protoplasmafärbung, ja die nächste Umgebung der Zelle erscheint zuweilen gleichfalls gefärbt. Aehnliche Wahrnehmungen hat Ehrlich[1]) bereits in seinen ersten Publikationen mitgetheilt. Die Widerstandsfähigkeit der Mastzellenfärbung gegen entfärbende Wirkungen ist allerdings eine sehr hohe, ja selbst eine stärkere, als die vieler Bacterien, aber doch keine so specifische, dass dadurch ein fundamentaler Unterschied von Mucin begründet würde. Auch gut gefärbte mucinreiche Becherzellen und die beschriebenen Schläuche im Fusse der Weinbergschnecke widerstehen nicht nur tagelang der entfärbenden Alcoholwirkung, sondern auch verdünnter Essig- und Salzsäure. Durch concentrirtere Säuren werden sie dagegen ebenso wie Mastzellen schnell entfärbt. Diese wie jene werden auch durch saure Lösungen von Phenylenbraun, Dahlia, Methylenblau, Thionin u. a. Farbstoffe tingirt und ebenso auch durch alaunhaltige Hämatoxylinlösungen, was ich Nordmann gegenüber ausdrücklich hervorhebe; auch Raudnitz hat mit letzteren Färbung der Mastzellengranula erzielt. Ich finde, wie gesagt, keine fundamentalen Unterschiede zwischen dem tinctoriellen Verhalten der Mastzellengranula und des Mucins, sondern nur graduelle, denn die leicht zu constatirenden Differenzen in

1) P. Ehrlich, Beiträge zur Kenntniss der Anilinfärbungen und ihrer Verwendung in der mikroskopischen Technik. Archiv für mikr. Anat. Bd. 13, 1877, S. 268. — Beiträge zur Kenntniss der granulirten Bindegewebszellen und der eosinophilen Leucocythen. Verhandlungen der physiol. Gesellsch. zu Berlin. Archiv für Anat. u. Physiol. Physiol. Abthlg. 1879, S. 167.

der Farbennüance lassen sich sehr wohl auf Unterschiede in der Intensität der Färbung zurückführen. Die violette Färbung der Mastzellen nach Methylenblau lässt sich auch an compacten Mucinmassen zuweilen nachweisen, wie z. B. im Schneckenfusse, wo das Mucin, wie wir gesehen haben, an einzelnen Stellen auch ein fast krystallinisches Aussehen annimmt. Je compacter und reiner die untersuchte Mucinmasse ist, desto mehr stimmt sie in ihrem Verhalten mit den Mastzellengranulis überein. Trotzdem möchte ich die völlige Identität beider Stoffe nicht absolut behaupten, vielmehr halte ich es für nothwendig, diese Frage zum Gegenstande einer gesonderten sorgfältigen Untersuchungsreihe zu machen, bevor das letzte Wort gesprochen wird. Ehrlich hält, wie ich unserer ausführlichen Correspondenz entnehme, an der gesonderten Natur der Mastzellengranula fest. Er hat zuweilen ein krystallinisches Aussehen derselben wahrgenommen, was doch wohl eine Identität mit dem colloiden Mucin ausschliesst, und findet auch eine grosse Widerstandsfähigkeit derselben gegen Wasser, in welchem Mucin bedeutend aufquillt.

Zum Schlusse dieser Darstellung möchte ich mir noch die Aufstellung einer Hypothese gestatten, welche meiner Meinung nach geeignet ist, die zuletzt besprochenen Widersprüche einigermassen auszugleichen und manche andere Zweifel zu lösen, welche jedem Forscher bei der Prüfung meiner Versuche wiederholt entgegentreten werden. Dieselbe wird vielleicht als Basis dienen können bei Prüfung und Weiterentwickelung der von mir nur skizzenhaft hingezeichneten Darstellung des Schleimsecretionsvorganges.

Meiner Ueberzeugung nach besteht das fertige schleimige Secret nirgends aus reinem einheitlichem Mucin, sondern enthält ein Gemenge verschiedener, wenn auch einander nahe verwandter Stoffe. Das von Chemikern gewissermassen als Musterprobe aufgefasste Secret des Schneckenfusses entsteht, wie wir gesehen haben, aus einer Mischung von Secreten, die bei mikroskopischer Untersuchung ein verschiedenes Verhalten darbieten. Auch das aufgesammelte und auf einem Objectträger eingetrocknete Secret zeigt in klarer heller Grundmasse gelbe und graue Flecke. Die aus den Drüsen- und Becherzellen austretenden Schleimkügelchen sind wahrscheinlich auch nicht homogen, wie aus der verschiede-

nen Färbbarkeit an der Peripherie und im Centrum und der daraus resultirenden netzförmig erscheinenden Structur des Secretes hervorgeht. Eine bedeutend höhere Stufe der Beimengung bietet sicher das in den Zellen selbst noch eingeschlossene Secret. Es ist kaum anzunehmen, dass die Producte der wahren Schleimdrüsen, der verschiedenen Speicheldrüsen, Becherzellen völlig identisch seien, vielmehr scheint es, dass sie aus verschiedenen Stoffen zusammengesetzt sind, für deren Analyse unsere bisherigen Hülfsmittel völlig unzureichend sich erweisen, und dass diesen Stoffen Mucin in grösserer oder geringerer Quantität in ähnlicher Weise beigemengt ist, wie der leimgebenden Substanz im Knorpelgewebe. Die Färbemethode weist eben nur die Anwesenheit von Mucin nach, aber keineswegs das Vorhandensein von reinem Mucin. Das letztere ist ausserdem kein constanter unveränderlicher Stoff. Die neueren makrochemischen Untersuchungen weisen ebenfalls darauf hin, dass es eine combinirte Verbindung sei, wenngleich von anderer Seite dies bestritten wird; so viel wenigstens scheint sicher zu sein, dass es seine Eigenschaften bei Alkalientziehung, bei Quellung in reinem Wasser und bei anderen Einwirkungen wesentlich ändert. Jedenfalls können wir die Chemie des Mucins noch lange nicht für abgeschlossen erachten. Auf mich haben die verschiedenen Zustände, in welchen das Mucin in verschiedenen Körpertheilen und in wechselnden Secretionsphasen auftritt, den Eindruck gemacht, als ob selbst das reine concentrirte Mucin kein einfacher Körper sei, sondern eine Combination von zwei Substanzen, einer gallertartigen quellungsfähigen an Quantität dominirenden und einer zweiten mit der ersteren meist innig verbundenen, aber wesentlich sparsameren, welche mit den basischen Farbstoffen chemische Verbindungen bildet (also vielleicht die Rolle einer Säure spielt) und dadurch zum Indicator wird für die Anwesenheit des Mucins. Ich stelle mir das Verhältniss der einen Substanz zur anderen etwa so vor, wie die der beiden Bestandtheile des Hämoglobins. Mittelst der Farbeprobe schätzen wir die Menge des Hämoglobins ohne weitere Rücksicht auf die übrigen Blutbestandtheile zu nehmen, oder erkennen das Hämoglobin aus den charakteristischen Spectrallinien oder der Häminprobe. Wie der Blutfarbstoff auch krystallinisch sich aussondern kann, so scheidet sich vielleicht auch der betreffende allein färbbare Bestandtheil des Mucins in Form von

Körnchen oder selbst Krystallen in den Mastzellen aus. Wird derselbe durch den alkalischen Chylus den Becherzellen im Darmkanal entzogen, so büssen diese die Färbbarkeit ein, enthalten dann aber auch kein eigentliches Mucin mehr, sondern ein Umwandlungsproduct desselben. Ebenso mindert sich durch längeren Aufenthalt in Alcohol (z. B. in Celloidinpräparaten) die Färbbarkeit des Mucins, obschon dasselbe aus den Zellen nicht gänzlich extrahirt wird. Je mehr des färbbaren Mucinbestandtheiles die Secrete enthalten, desto intensiver fällt auch ihre Färbung aus, aber ausserdem widerstehen sie auch um so energischer entfärbenden Einwirkungen. In amyloiden Massen dürften nur Spuren des färbbaren Bestandtheiles vorhanden und ausserdem nur sehr locker gebunden sein. So behält denn die Tinctionsmethode als Mucinreaction ihren Werth, wenn auch das Mucin als Ganzes dadurch nicht unmittelbar nachgewiesen wird.

Alle diese Deductionen werden jedoch so lange ihren hypothetischen Charakter bewahren, als nicht an chemisch rein dargestelltem Mucin die thatsächliche Begründung derselben sicher dargethan sein wird. Dergleichen Versuche werden auch erst die Grundlagen liefern für Erklärung des Auftretens der specifischen Färbung und die Ursache der Metachromasie. Eine Erklärung für diese charakteristische Erscheinung wage ich daher für jetzt noch nicht aufzustellen. Jedenfalls erfolgt sie durch Bildung besonderer in Alcohol schwer löslicher Verbindungen, die andere (blaugefärbte) Combinationen bilden im Protoplasma und andere (rothviolette) in dem Mucin. Eine Doppelfärbung in Folge von Verunreinigung mit anderen bei der Production sich gleichzeitig bildenden Verbindungen findet wahrscheinlich statt bei Anwendung der Handelsproducte, insbesondere dem Jodgrün, Methylgrün, Methylviolett u. a., was schon daraus erschlossen werden kann, dass verschiedene Forscher mit gleich benamten Präparaten z. B. dem Jodgrün, sehr differente Tinctionen erzielt haben. Die von mir verwandten Thionine waren fast chemisch reine und einheitliche Stoffe, welche jedoch sich leicht umsetzen und schon bei Lösung in Alcohol, in kaltem und heissem Wasser verschiedene Nüancen zeigen.

Das nicht gefällte Mucin in Drüsen und Becherzellen in Schnitten aus entsprechenden Organen frisch getödteter Thiere färbt sich ebenso wenig wie das Protoplasma; nur gewisse Gra-

nula, die in fixirten Organen nicht gefärbt oder wenigstens in Alcohol wieder entfärbt werden, nehmen im lebenden Organismus Methylenblau und Thionin auf. Auch getrocknetes schleimiges Secret der Weinbergschnecke färbt sich nicht bei Quellung in der Farblösung, wird es aber vorher mit Sublimatlösung und Alcohol behandelt, so zeigt es in Thionin die rothe Farbenüance. Mittelst unserer Farbstoffe wird also das frische Mucin als solches im Körper nicht direct nachgewiesen, sondern nur seine durch Fällungsmittel bewirkte Modification. Dieser Umstand dürfte aber der Verwendbarkeit der Farbstoffe keinen Eintrag thun und die Bedeutung der mittelst derselben erzielten Resultate nicht wesentlich beschränken, ebenso wenig wie die Histologie durch andere neue künstliche Hülfsmittel hinsichtlich der Sicherheit der Schlüsse nicht nur nichts eingebüsst, sondern immer nur gewonnen hat. Für jeden Fall bedarf aber auch die Ursache dieses Verhaltens noch näherer Aufklärung durch weitere Forschung.

Wie wir somit ersehen, erfordern die in der vorliegenden Darstellung eigentlich nur fragmentarisch zusammengestellten Wahrnehmungen noch eine ergänzende Bearbeitung nach verschiedenen Seiten hin und bieten Aufgaben für jahrelange Arbeit. Dieser Umstand wird mir wohl als ausreichender Entschuldigungsgrund dienen für die Publikation vorliegender Mittheilung in so unvollendeter Gestalt. Ich weiss aber nicht, ob ich in der Lage sein werde, einzelne der aufgestellten Fragen selbstständig der Lösung nahe zu bringen. Ich fürchte, meine Augen versagen mir bald den Dienst.

Henle (1) war wohl der erste, welcher auf tiefergehende Unterschiede zwischen Schleimdrüsen und anderen sogenannten acinösen Drüsen (insbesondere der Ohrspeicheldrüse) aufmerksam gemacht hat, während Gianuzzi (2) zuerst den Nachweis geliefert hat von dem Vorkommen zweierlei zelliger Elemente in der Unterkieferdrüse des Hundes, von denen die einen halbmondförmig an der Peripherie des Acinus angeordneten durch Carmin stärker gefärbt werden, als die central gelagerten. R. Heidenhain (3) wies darauf nach, dass in den schleimbildenden Speicheldrüsen das Secret von denjenigen Zellen ausgeschieden werde, welche nur an dem peripheren den Kern einschliessenden konischen Ende Carminfärbung annehmen, während der grössere cen-

trale Abschnitt des Zellleibes ungefärbt bleibt. Nach langdauernder intensiver Secretion sind jedoch die Drüsenbläschen mit Zellen erfüllt, welche den Randzellen (Gianuzzi'schen Halbmonden) entsprechen und von Carmin nunmehr in ihrer Totalität gefärbt werden. Die Drüsenbläschen von gereizten Schleimspeicheldrüsen zeigen somit wesentlich das gleiche Bild, wie die der entsprechenden nicht schleimsecernirenden Drüsen bei anderen Thieren, z. B. die Unterkieferdrüse beim Kaninchen.

In der aus R. Heidenhain's Laboratorium hervorgegangenen Arbeit von Anton Heidenhain (4) wurde dann weiter gezeigt, dass die Drüsen der Nasenschleimhaut nicht Schleim secerniren und in ihrem mikroskopischen Aussehen mit den eben erwähnten nicht schleimbildenden Drüsen wesentlich übereinstimmen. Der ganze Zellkörper ihrer secernirenden Elemente wird von Carmin stark gefärbt. A. Heidenhain bezeichnet diese Form der ein seröses Secret liefernden Drüsen als seröse zum Unterschiede von den muciparen.

Die Befunde R. Heidenhain's fanden sehr bald allgemeine Bestätigung mit Ausnahme der Behauptung, dass die Schleimzellen bei der Secretion zerfallen und durch Abkömmlinge der sich vermehrenden Randzellen (Halbmonde) ersetzt werden. In der Folgezeit wurden die wesentlichen Entdeckungen Heidenhain's durch die aus seinem Laboratorium hervorgegangenen Arbeiten von Lavdowsky (5) und Beyer (6) bestätigt und erweitert und schliesslich hat Heidenhain (7) selbst eine neue ausführliche Bearbeitung der Histologie der Schleim- und Speicheldrüsen geliefert, in welcher er die ein eiweisshaltiges Secret liefernden (serösen) Drüsen nunmehr als Eiweissdrüsen bezeichnet.

Die Lehre von dem differenten Verhalten der Schleim- und serösen Drüsen erhielt eine wesentliche Stütze durch die Mittheilungen von Ebner (8) über die Drüsen der Zungenwurzel. Derselbe wies nämlich nach, dass in der Zunge des Menschen und der Säugethiere dicht nebeneinander zweierlei Drüsen vorkommen, seröse und schleimbildende. Beide Formen unterscheiden sich von einander nicht nur in Bezug auf die Form der Drüsenschläuche und Secretionszellen, sondern auch durch das charakteristische Verhalten der letzteren bei Carminfärbung. Durch „Blauholzextract“ werden die Zellen der Schleimdrüsen „in toto lebhaft

violett gefärbt", während in den serösen Drüsen nur die Zellkerne lebhaft violett tingirt werden (S. 14 und 23).

Hier finden wir also, soweit mir zu ermitteln gelungen ist, zum ersten Male einen Hinweis auf die Färbung des Inhaltes von Schleimzellen durch Hämatoxylin. Die Zubereitungsweise der Farblösung ist allerdings nicht angegeben. Von da an werden die Mittheilungen über entsprechende Wahrnehmungen immer häufiger, doch sind dieselben wohl kaum auf die durch Ebner gegebene Anregung zurückzuführen, vielmehr verdanken sie wohl zum grössten Theile ihren Ursprung der immer allgemeiner werdenden Anwendung der Hämatoxylinlösungen, zu deren Herstellung Böhmer im Jahre 1865 die erste zweckmässige Vorschrift geliefert hat. Eine specifische Wirkung des Hämatoxylins auf Schleimzellen wird aber doch nur von relativ wenigen Forschern wahrgenommen, die meisten erwähnen nur seine kernfärbende Eigenschaft, wie z. B. Lavdowsky (5), Bermann (9), Kultschizky (10) und andere. Flemming (11) hat im Mantelrande der Muscheln mit Osmium-Hämatoxylinfärbung eine blaue oder violette Färbung der kleinen Drüsen erhalten und erwähnt dabei, dass auch die Zellen der Säugethierschleimdrüsen sich mit Hämatoxylin dunkelblauviolett färben (S. 847). In einer im Jahre 1885 veröffentlichten Notiz zur Färbetechnik sagt Flemming (12): „Die Hämatoxylinfärbung von Schleimdrüsen, die ja länger bekannt ist und von mir schon seit 15 Jahren zur Demonstration benutzt wird, gelingt auch bei anderer Vorbehandlung." — Watney (13) hat bereits 1876 die schleimhaltigen Zellen der Zungendrüsen mit Hämatoxylin intensiv gefärbt und Klein (14) 1876 die Becherzellen des Darmes; falls der Inhalt der letzteren sich nicht färbt, so besteht er aus „Mucigen". — Eine ausgedehntere Verwerthung des Haematoxylins für den Nachweis des Mucins in Schleimdrüsen und Becherzellen finden wir erst in den oben ausführlicher erwähnten Arbeiten von Paulsen (15), sowie in einer Mittheilung von Möbius (16) über die Niere des Seestichlings. In diesen spielt die Farblösung direct die Rolle eines mikroskopischen Reagens auf Mucin und zwar, wie wir gesehen haben, mit vollem Recht, zumal auch die specifische Färbung des fertigen ausgeschiedenen Secretes hier ausdrücklich hervorgehoben wird.

Sicherlich wäre diese Eigenschaft der Hämatoxylinlösungen

auch noch in weiterem Maasse ausgebeutet worden, wenn ihre Zusammensetzung und Wirkungsweise eine beständigere wäre. Um aber die specifische Tinction zu erzielen, bedarf es einer gewissen Reifung der Lösung; bei Bildung stärkerer Niederschläge geht dagegen die mucinfärbende Eigenschaft allmählich wieder verloren. Aber auch noch ein zweiter Umstand hat die Verwendung des Hämatoxylins für Mucinfärbung mehr in den Hintergrund treten lassen, nämlich die immer mehr an Boden gewinnende Verwerthung der Theerfarbstoffe. Nach dem, was wir über die mucinfärbenden Eigenschaften der basischen Farbstoffe in dem ersten Abschnitte der vorliegenden Arbeit mitgetheilt haben, erscheint die Ausnutzung derselben auch vollkommen sachgemäss. Dieselbe beginnt denn auch sehr bald nach den ersten gelungenen Proben zur Verwerthung der Theerfarbstoffe in der Histologie überhaupt. Ein historischer Ueberblick über diese letzteren Bemühungen wäre hier nicht am Platze; es genügt auf die mit grosser Mühe und Sorgfalt zusammengestellten Tafeln von H. Gierke im I. Bande der Zeitschr. für wissenschaftliche Mikroskopie (1884 S. 372—392) hinzuweisen, welche eine treffliche chronologische Uebersicht bieten über die Entwickelung des betreffenden Zweiges der histologischen Technik. Für unseren speciellen Zweck sind daraus nur die auf eine characteristische Färbung der Amyloidsubstanz bezüglichen Mittheilungen von Heschl, Jürgens, Baumgarten, Curschmann u. A. von grösserem Interesse, weil dabei zuerst die metachromatische Wirkung gewisser Theerfarbstoffe zur Sprache gelangt, insbesondere des Methylvioletts (Leonhardi'sche Tinte), Jodvioletts, Methylgrüns, Safranins. (Auch Ranvier erwähnt bereits in seinem Traité technique d'histologie 1875 die metachromatischen Eigenschaften des Cyanins oder bleu de quinoléine.)

Die ersten Versuche zur Anwendung der Theerfarbstoffe auf Speicheldrüsen finde ich in einer Mittheilung von Asp (17), welcher mit Carmin und „Anilinblau" eine Doppelfärbung hergestellt hat; aber nur die Lunulae färbten sich violett, die Mucinzellen zeigten nur eine schwach röthliche Tinction. — Ehrlich (18) erwähnt in seiner ersten Abhandlung über die specifische Färbung gewisser „Plasmazellen" des Bindegewebes die Färbung des Mucins (insbesondere in Becherzellen) mittelst gewisser Theer-

farbstoffe (vorzugsweise Dahlia), sowie die in den Plasmazellen sich bemerkbar machende Aenderung der Farbennüance. Auch die intensive Färbung der Knorpelsubstanz findet bereits Berücksichtigung und dabei wird ausdrücklich hervorgehoben, dass dieselbe viel Uebereinstimmung zeigt mit der Färbung der erwähnten Plasmazellen. In einer zweiten Mittheilung (19) kennzeichnet er die letzteren als Mastzellen, hebt hervor, dass sie durch alle basischen Anilinfarbstoffe tingirt werden und bezeichnet die an einzelnen derselben sich bemerkbar machende Aenderung der Farbennüance als „metachromatische".

Podwysotzky (20) benutzte Lösungen von Theerfarben in Kreosot zur Tinction der Zungendrüsen, insbesondere „Rosanilin", Fuchsin, „Anilin-Jodgrün", „Anilinblau", und erhielt damit gute Färbungen der Schleimzellen, weshalb er die betreffenden Farbstoffe geradezu als mikrochemische Reagentien bezeichnet (S. 68). Daneben brachte er aber auch die Carmin- und Hämatoxylinfärbung in Anwendung, sowie eine Behandlung der Schnitte mit Lösungen von schwefelsaurem Eisenoxydul und Gallussäure; nach Einwirkung der letzteren Substanzen wurden die Präparate mit Terpentinöl betupft und zeigten dann eine schwarze Färbung der Weber'schen (Schleim-) Drüsen, eine graue der Ebner'schen.

Die ersten Mittheilungen Schiefferdecker's (21) über Doppelfärbungen von schleimsecernirenden Gebilden mittelst Eosin und nachfolgender Einwirkung von Dahlia, Methylviolett oder Anilingrün gelangten ungefähr zu derselben Zeit zur Publikation, wie die vorerwähnten. In einer späteren ausführlichen Arbeit über Schleimdrüsen (22) macht derselbe Autor Mittheilungen über die Verwendung derselben Farbstoffcombinationen zu genauen Untersuchungen über die Structur der einzelligen Schleimdrüsen in der Blase der Amphibien und der secernirenden Elemente der Mundschleimhaut- und Speicheldrüsen, sowie über deren Veränderungen beim Secretionsvorgange. Auch erwähnt er die Tinction des Drüsensecretes in den Drüsenausführungsgängen und stellt dieselbe auch in seinen Abbildungen dar. Ueber den Inhalt der Schleimzellen drückt er sich folgendermassen aus: „Wir haben demgemäss in den Zellen zwei Substanzen, welche mucigen sind. Die intrareticuläre ist weiter vorgeschritten als die andere und bereits mucinhaltig, sie ist ausserdem die weniger feste. Die festere reticuläre mucigene Substanz wird zu Mucin erst nach

dem Zutritt verdünnter Salzlösungen, sie ist aber wegen ihres Gehaltes an festen Bestandtheilen die maassgebende für die Menge des gelieferten Mucins." — In mehreren kleineren Mittheilungen (23) wird dann von Schiefferdecker noch die besondere Wirksamkeit des von ihm in Anwendung gebrachten Anilingrüns näher ventilirt.

Nach der die Bedeutung der Anilinfärbungen für die nähere Erforschung der Secretionsvorgänge urgirenden Abhandlung Schiefferdecker's begegnen wir zunächst nur den sogleich zu besprechenden Arbeiten verschiedener Forscher über Becherzellen und mehreren gelegentlichen Notizen über Tinction der Schleimdrüsen in den bei Gelegenheit der Mastzellenfärbung erwähnten Arbeiten von Raudnitz (24), Nordmann (25), sowie in einer kleineren Mittheilung von Stöhr (26) über Schleimdrüsen. — Raudnitz erhielt mit dem von S. Mayer empfohlenen Violett B aus der Fabrik von Bindschedler & Busch eine schöne metachromatische Färbung der Submaxillaris der Katze (S. 230). Nordmann färbte die Schleimzellen mit Hämatoxylin, Dahlia, Fuchsin, Jodgrün, Malachitgrün, Safranin. Stöhr verwandte zu seinen Untersuchungen über die Schleimdrüsen vorzugsweise eine Combination von Haematoxylin- und Eosinfärbung, doch erwähnt er in seiner ausführlichen Arbeit (27) auch die Schleimzellentinctionen von Schiefferdecker und List mittelst Anilinfarben, sowie in der vorläufigen kurzen Mittheilung die eigene Verwendung von Dahlia.

In der neuesten die Schleimdrüsenfärbung behandelnden Arbeit von Sussdorf (28) begegnen wir wieder einem Versuche zu ausgedehnter Verwerthung der basischen Theerfarbstoffe als zuverlässiger mikrochemischer Reagentien auf Mucin. Der Verfasser färbte Schnitte von Paraffinpräparaten der Unterzungen- und Unterkieferdrüse, der Darm- und Trachealschleimhaut von Pferd und Katze mit Methylviolett, Methylenblau, Gentianaviolett und Fuchsin, extrahirte mit Alcohol und schloss in Canadabalsam ein, bediente sich also einer mit der unsrigen wesentlich übereinstimmenden Methode und erhielt damit eine gute Tinction der schleimbildenden Zellen, während die schleimfreien Zellen (in Unterzungen- und Oberspeicheldrüse) ungefärbt blieben. Eine besondere Verwandtschaft des Methylenblau zu Mucin scheint er jedoch nicht wahrgenommen zu haben.

Was nun die Becherzellen anbetrifft, so ist ihre Function als einzellige schleimsecernirende Drüsen sehr bald aus ihrer Verbreitungsweise und ihrem anderweitigen Verhalten, insbesondere in frischem lebensthätigem Zustande, erschlossen worden. F. E. Schultze (29) hat den von Leydig vorgeschlagenen Ausdruck „Schleimzellen" nur aus dem Grunde durch den der „Becherzellen" ersetzt, weil er nicht sicher war, ob auch alle becherförmig gestalteten Epithelzellen wahren Schleim produciren. Indem ich hinsichtlich der Literatur der Becherzellen auf die sehr umfangreichen und sorgfältigen Zusammenstellungen derselben in den Specialarbeiten von List (30) und Paneth (31) verweise, beschränke ich mich hier auf die Bemerkung, dass die ersten Untersuchungen über Becherzellen theils an ganz frischem Materiale, theils an ungefärbten Schnitten erhärteter Präparate angestellt worden sind und erst weiterhin hat man ebenso wie zur Untersuchung der Schleimdrüsen Osmiumsäure, Silbernitrat oder Goldchlorid in Anwendung gebracht[1]). Als man dann die mucinfärbenden Eigenschaften des Hämatoxylins und der Theerfarbstoffe kennen gelernt hatte, wurden dieselben auch für die Tinction der Becherzellen verwerthet. So leitet z. B. Heidenhain noch in seiner Bearbeitung der Physiologie der Absonderungsvorgänge in Hermann's Handbuch der Physiologie 1880, in Uebereinstimmung mit seinem Schüler Klose (32), zum Theil aus dem negativen Verhalten der Becherzellen gegen Carminfärbung Schlüsse über verschiedene Schleimsecretionszustände in denselben ab. In seiner neuesten Publikation (33) tingirt er die Becherzellen des Darmcanals mittelst Methylgrün, welches er in Form der Ehrlich-Biondi'schen Farbmischung in Anwendung bringt. Bei Besprechung der Tinction von Schleimdrüsen wird bei den verschiedenen neueren Autoren meist auch der analogen Färbung der Becherzellen Erwähnung gethan. So haben wir oben bereits angemerkt, dass Schiefferdecker die Becherzellen in der Harnblase der Amphibien in gleicher Weise gefärbt hat, wie die Schleimdrüsen, und dass Paulsen mit Hämatoxylin ebenso prägnante Färbung der Becher- als wie der Drüsenzellen erhalten hat. Gleichzeitig

1) Lavdowsky hat die Speicheldrüsen mit Goldchlorid gefärbt. Ranvier erhielt in neuerer Zeit eine Tinction der Becherzellen durch Einwirkung von Osmiumsäuredämpfen und Staniolplättchen.

hat Flemming (12) zur Tinction von mittelst Osmiumsäure fixirten Becherzellen Gentianaviolett und Safranin empfohlen.

Die ausführlichsten Beiträge zur Histologie der Becherzellen, sowie Mittheilungen über deren Färbung, bringt eine Reihe neuerer Publicationen, welche mit diesen mucinbereitenden Elementen sich speciell beschäftigen, so insbesondere die Arbeiten von List, Paneth, Steinhaus und Bizzozero. List hebt in seiner grösseren Publication (30) und einer ganzen Anzahl kleinerer Artikel (34) die mucinfärbenden Eigenschaften des Bismarckbraun, Methylgrün, Anilingrün, Hämatoxylin-Glycerin, salpetersauren Rosanilin, sowie verschiedener Combinationen derselben unter einander und mit Eosin hervor. Er erhielt damit recht schöne Färbungen des in der Theca noch eingeschlossenen und des aus der Zelle heraustretenden Secretes und in dem einen, wie in dem andern fand er eine netzförmige Structur. Da bei combinirten Färbungen, z. B. mit Bismarckbraun und Methylgrün, die „Filarmasse“ sich vorzugsweise mit dem einen Farbstoffe (braun) tingirte, die „Interfilarmasse“ mit dem anderen (grün), so zog List daraus den Schluss, dass die Filarmasse eine andere chemische Zusammensetzung haben müsse, als wie die Interfilarmasse.

Paneth (31) erhielt eine Tinction der Theca an den Becherzellen mit Bismarckbraun, Gentianaviolett, Methylenblau, Safranin und Jodgrün. An beiden letzteren Farbstoffen hebt er das characteristische metachromatische Verhalten hervor. Mit sauren Theerfarbstoffen erhielt er keine Mucintinction. Merkwürdig erscheint der Umstand, dass Hämatoxylin und Victoriablau sich ihm als ungeeignet zur Mucinfärbung erwiesen haben, während er dagegen mit Eosin eine Tinction der Theca erhalten hat (bekanntlich werden alle Gewebstheile von Eosin diffus gefärbt). Steinhaus (35) brachte bei seinen Untersuchungen das Safranin in der Gaule'schen Combination mit Haematoxylin, Nigrosin und Eosin in Anwendung. Er erhielt ebenfalls eine metachromatische Tinction der Theca. Bizzozero (36) endlich verwendet gleichfalls neben Hämatoxylin das Vesuvin, Methylgrün, Safranin und die Ehrlich'sche Mischung. Er betont überhaupt die mucinfärbende Eigenschaft der basischen Theerfarbstoffe und hebt auch die wichtige metachromatische Wirkungsweise des Safranin hervor. Ueber die von diesem bewährten Forscher erhaltenen anderweitigen Resultate wage ich ein bestimmtes Urtheil nicht zu fällen,

da meine eigenen bezüglichen Befunde noch zu fragmentarisch sind.

Da ich die Mastzellen einer speciellen Untersuchung nicht unterzogen, sondern nur so weit in Betracht gezogen habe, als sich mir bei Durchmusterung meiner Präparate dazu die Gelegenheit darbot, so erscheint es angemessen, hier nur auf die oben wiederholt citirten Arbeiten von Ehrlich (18 u. 19) und seinem Schüler Westphal (37), von S. Mayer (38), Raudnitz (24) und Nordmann (25) hinzuweisen und dabei hervorzuheben, dass von allen diesen Autoren die Tinction der Mastzellengranula durch basische Farbstoffe, sowie die bei einem Theile derselben ständig sich auffällig wahrnehmbar machende Metachromasie nachdrücklich hervorgehoben wird.

In Bezug auf die Färbung der einzelligen Schleimdrüsen bei Mollusken ist hier noch zu notiren, dass nächst Flemming (11) auch Carrière (39) und List (40) diese Gebilde mit Erfolg tingirt haben. Carrière erhielt sehr gute Resultate mit Fuchsin, doch vindicirt er auch der „Cochenilletinctur" eine specifische (schwarze) Tinction der Körnchen in den Schleimdrüsen. List benutzte zur Färbung dieselben Präparate und Combinationen, welche er bei Becherzellen in Anwendung gebracht hat. Er beschreibt eine ganze Anzahl verschiedene Secrete producirender bunt durcheinander gewürfelter Drüsen von im Uebrigen ziemlich gleichartigem Aussehen. Ich habe bei der Darlegung meiner eigenen Resultate nachzuweisen versucht, dass wenigstens ein Theil dieser sich different darstellenden Gebilde als Ausdruck verschiedener Secretionsphasen aufzufassen sei.

Was nun endlich die Färbung der Knorpelgrundsubstanz mit basischen Theerfarbstoffen anbetrifft, so ist oben bereits erwähnt, dass Ehrlich (18) die Uebereinstimmung derselben mit der der Mastzellen zuerst hervorgehoben hat. Gleichzeitig hat auch Baumgarten (41) Mittheilung gemacht über Tinction von Knorpelschnitten mit Leonhardi'scher Tinte oder Fuchsin und nachfolgender Einwirkung stark verdünnter Salzsäure. Fürbringer (42) tingirte Schnitte vom Kopfknorpel der Cephalopoden mit Hämatoxylin, Eosin und Methylgrün und erhielt dabei eine rothe Färbung der Grundsubstanz. Die gleiche Methode wurde auch von Flesch (43) in Anwendung gebracht. Strasser (44) erhielt mit Hämatoxylinlösung nach Kleinenberg, der eine alcoholische

Hämatoxylinlösung frisch zugesetzt war, violette bis rothe Färbung der Knorpelgrundsubstanz, während Protoplasma und Kerne blassblau gefärbt waren. Deckhuyzen (45) erzielte verschiedene Färbungen verschiedener Bestandtheile der Knorpelgrundsubstanz bei Anwendung saurer und basischer Farbstoffe. Spina (46) unterscheidet im Giessbeckenknorpel vom Pferde gelben (jüngeren) und weissen (älteren) Knorpel. Die Grundsubstanz des ersteren tingirt sich mit Hämatoxylin oder Methylviolett, des letzteren mit Eosin. Renant (47) erhielt mit Hämatoxylin-Glycerin blaue und violette Färbung der verschiedenen Bestandtheile der Knorpelgrundsubstanz. Nach Mörner (48) werden die Chondrinbestandtheile im Trachealknorpel des Rindes durch Methylviolett und nachfolgende Einwirkung 10%iger Essigsäure blau, durch „Anilinroth" roth, durch schwache Lösung von Eisenchlorid und nachfolgende Wirkung von gelbem Blutlaugensalz blau gefärbt, während das aus Collagen bestehende Balkennetz durch Tropaeolin oder Indigblau tingirt wird. Auch Schiefferdecker (21) S. 35 und Sussdorf (28) haben eine Färbung der Knorpelgrundsubstanz mit Theerfarbstoffen constatirt. Raudnitz (24) erhielt mit Violett B eine gleiche metachromatische Tinction dieser Substanz wie in Schleimzellen und ebenso der die Maschen des Nabelstranges ausfüllenden sülzigen Substanz.

Litteraturverzeichniss.

1. J. Henle, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. 2. Band. Eingeweidelehre. Braunschweig 1866.
2. G. Gianuzzi, Von den Folgen des beschleunigten Blutstroms für die Absonderung des Speichels. Berichte der K. sächsischen Gesellsch. der Wiss. 27. Novbr. 1865.
3. R. Heidenhain, Ueber einige Verhältnisse des Baues und der Thätigkeit der Speicheldrüsen. Centralblatt für die med. Wiss. 1866. Nr. 9.

   Derselbe, Sitzungen d. med. Section d. schlesisch. Gesellsch. vom 19. Januar, 27. April 1866, 1. Novbr. 1867.

   Derselbe, Beiträge zur Lehre von der Speichelabsonderung. Studien des physiol. Instituts zu Breslau, Hft. IV, 1868.

4. Anton Heidenhain, Ueber die acinösen Drüsen der Schleimhäute, insbesondere der Nasen-Schleimhaut. Inaugur.-Dissert. Breslau 1870.
5. M. Lavdowsky, Zur feineren Anatomie und Physiologie der Speicheldrüsen, insbesondere der Orbitaldrüse. Archiv für mikr. Anat. Bd. 13, S. 281, 1877.
Derselbe im Lehrbuch der mikr. Anat. des Menschen und der Thiere. Sammelwerk herausgegeben von M. Lavdowsky und Ph. Owsjannikow. II. Bd. St. Petersburg 1888. X. Abschnitt. Der Ernährungsapparat, bearb. von M. Lavdowsky.
6. G. Beyer, Die glandula sublingualis, ihr histologischer Bau und ihre functionellen Veränderungen. Inaug.-Diss. Breslau 1879.
7. R. Heidenhain, Physiologie der Absonderungsvorgänge. Handbuch der Physiol., herausgegeben von L. Hermann. Bd. V, Thl. 1, 1880.
8. V. v. Ebner, Die acinösen Drüsen der Lunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen. Graz 1873.
9. Dr. J. Bermann, Ueber die Zusammensetzung der glandula submaxillaris aus verschiedenen Drüsenformen und deren functionelle Structurveränderungen. Würzburg 1878.
10. N. Kultschizky, Zur Lehre vom feineren Bau der Speicheldrüsen. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 41, S. 99, 1884.
11. W. Flemming, Ueber Bindesubstanz und Gefässwandung im Schwellgewebe der Muskeln. Archiv für mikr. Anat. Bd. 13. S. 847. 1877.
12. W. Flemming, Notizen zur Färbetechnik. Zeitschr. für wiss. Mikroskopie, Bd. 2, S. 517, 1885.
13. Watney, The minute anatomy of the alimentary canal. Philosophical Trans. CLXVI, T. 2, S. 471, 1876.
14. E. Klein, Observations on the structure of cells and nuclei. The Quarterly Journal of Microsc. science. XIX, S. 125, 1878.
15. E. Paulsen, Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut, besonders die Bowman'schen Drüsen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 26, S. 307, 1886.
Derselbe, Bemerkungen über Secretion und Bau von Schleimdrüsen. Ebenda Bd. 28, S. 413, 1886.
Derselbe, Ueber die Schleimhaut, besonders die Drüsen der Oberkieferhöhle. Ebenda Bd. 32, S. 222, 1888.
Derselbe, Färbung von Schleimdrüsen und Becherzellen. Zeitschr. für wiss. Mikroskopie, Bd. 2, S. 520, 1885.
16. K. Möbius, Ueber die Eigenschaften und den Ursprung der Schleimfäden des Seestichlingsnestes. Archiv für mikr. Anat. Bd. 25, S. 554, 1885.
17. G. Asp, Bidrag till spottkörlarnes mikroskopiska anatomi. Helsingfors 1873. — Referat in Hofmann's und Schwalbe's Jahresbericht für 1873, S. 195.
18. P. Ehrlich, Beiträge zur Kenntniss der Anilinfärbungen und

ihrer Verwendung in der mikroskopischen Technik. Archiv für mikr. Anat. Bd. 13, S. 263, 1877.

19. P. Ehrlich, Beiträge zur Kenntniss der granulirten Bindegewebszellen und der eosinophilen Leukocyten. Verhandlungen der physiol. Gesellsch. zu Berlin. Archiv für Anat. u. Physiol. Physiol. Abthlg. 1879, S. 166.
20. V. Podwisotzky, Anatomische Untersuchungen über die Zungendrüsen des Menschen und der Säugethiere. Inaug.-Diss. Dorpat 1878.
21. P. Schiefferdecker, Kleinere histologische Mittheilungen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 15, S. 30, 1878.
22. P. Schiefferdecker, Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen. Ebenda Bd. 23, S. 382, 1884.
23. P. Schiefferdecker, Mittheilung betreffend das von mir verwandte Anilingrün. Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie. Bd. 2, S. 51, 1885.

    Derselbe, Bemerkung zu dem Aufsatze von List: Zur Verwendung des Anilingrüns. Ebenda S. 223.

    Derselbe, Mittheilung betreffend das von mir verwandte Anilingrün. Ebenda Bd. III, S. 41, 1886.
24. R. W. Raudnitz, Beitrag zur Kenntniss der im Bindegewebe vorkommenden Zellen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 32, S. 228, 1883.
25. O. Nordmann, Beiträge zur Kenntniss und namentlich zur Färbung der Mastzellen. Internat. Monatsschr. für Anat. u. Histol. Bd. 2, S. 105 u. 179, 1885.
26. Ph. Stöhr, Ueber Schleimdrüsen. Sitzungsber. der phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg, 1884, Nr. 6 u. 7.
27. Ph. Stöhr, Ueber Schleimdrüsen. Festschr. für A. v. Kölliker. Leipzig 1887.
28. Sussdorf, Eine mikrochemische Reaction auf thierisch. Schleim. Deutsche Zeitschr. für Thiermedicin und vergl. Pathol. Bd. 14. Hft. 4—6, S. 345—359, 1888.
29. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Arch. für mikr. Anat. Bd. 3, S. 137, 1867.
30. J. List, Ueber Becherzellen. Archiv für mikr. Anat. Bd. 27, S. 481, 1886.
31. J. Paneth, Ueber die secernirenden Zellen des Dünndarmepithels. Ebenda Bd. 31, S. 113, 1888.
32. G. Klose, Beitrag zur Kenntniss der tubulösen Darmdrüsen. Inaug.-Diss. Breslau 1880.
33. R. Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Supplem. zum 43. Bande des Archivs für die gesammte Physiologie. 1888.
34. J. List, Zur Färbetechnik. Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie. Bd. 2, S. 145, 1885.

    Derselbe, Zur Verwendung des Anilingrüns. Ebenda S. 222.

Derselbe, Ueber den Bau, die Secretion und den Untergang von Drüsenzellen. Biol. Centralblatt, Bd. 5, Nr. 22, 1886.

Derselbe, Ueber den feineren Bau Schleim secernirender Drüsenzellen nebst Bemerkungen über den Secretionsprocess. Anatom. Anzeiger 1889, Nr. 3, S. 84.

Derselbe, Notiz zur Färbetechnik. Zeitschr. für wissensch. Mikroskopie. Bd. 3, S. 393, 1886.

Derselbe, Mittheilungen zur Färbetechnik. Ebenda Bd. 5, S. 53, 1888.

35. J. Steinhaus, Ueber Becherzellen im Dünndarmepithel der Salamandra maculosa. Archiv für Anat. und Physiol. Physiol. Abthlg. 1888, S. 311—322.
36. G. Bizzozero, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmcanals und die Beziehung ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. I. Mitthlg. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. 33, S. 216, 1889.
37. E. Westphal, Ueber Mastzellen. Inaug.-Diss. Berlin 1880.
38. S. Mayer, Beitrag zur histologischen Technik. Wiener acad. Sitzungsber. Bd. 85, Abthlg. III, 1882, Februar-Heft.
39. J. Carrière, Die Fussdrüsen der Prosobranchier und das Wassergefässsystem der Lamellibranchier und Gasteropoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. 21, S. 389 und 392.
40. Dr. J. List, Zur Kenntniss der Drüsen im Fusse von Tethys fimbriata. Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 45, S. 313, 1886.
41. Baumgarten, Knorpel, Knochen und Anilinfarbstoffe. Centralbl. für die med. Wiss. Nr. 37, S. 657—658, 1876.
42. M. Fürbringer, Ueber das Gewebe des Kopfknorpels der Cephalopoden. Morphol. Jahrb., III, S. 453—458, 1877.
43. M. Flesch, Untersuchungen über die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Würzburg 1879.
44. H. Strasser, Zur Entwickelung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. 1. Thl. Entwickelung des Knorpelgewebes. Morphol. Jahrb. Bd. 5, S. 240—275, 1879.
45. Dekhuyzen, Jahresber. über die Fortschr. der Anat. u. Physiol. von Hermann u. Schwalbe für 1886, S. 97.
46. A. Spina, Beiträge zur Histologie des hyalinen Knorpels. Wiener med. Jahrb. 7. Heft, S. 447—462, 1886.
47. J. Renaut, Compt. rend. T. 104, Nr. 21 u. 22, 1887.
48. C. T. Mörner, Histochemische Beobachtungen über die hyaline Grundsubstanz des Trachealknorpels. Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. 12, S. 396—404, 1888.

Beiträge zur feinern normalen Anatomie des menschlichen Geruchsorganes.

Von

Dr. Hermann Suchannek,
Privatdocent für Rhinologie und Laryngologie zu Zürich.

Hierzu Tafel XIV.

Unzweifelhaft gebührt Todd und Bowmann (67) das Verdienst, in der 1847 erschienenen zweiten Abtheilung ihrer physiological anatomy and physiology of man auf die intensiv braungelbe Färbung und succulente Beschaffenheit der Geruchsgegend bei Säugethieren aufmerksam gemacht zu haben. Auch die Ursache dieser auffallenden Färbung wurde bereits von ihnen richtig erkannt und als Pigmentablagerung in den Zellen des nicht wimpernden Oberflächen- und des Drüsenepithels beschrieben.

Nach Eckhardt (15) (1855), der vorwiegend, vielleicht nur am Frosch untersucht zu haben scheint, denn er spricht von langen feinen Härchen auf dem Geruchsepithel, sind zwei Zellformen zu unterscheiden, von denen entweder die Epithelzellen oder die zwischen ihnen gelegenen stumpf endigenden Fasern die wahren Enden des Geruchsnerven darstellen.

Ecker (14) versuchte fast gleichzeitig (1855) und unabhängig von Eckhardt auch beim Menschen und Säugethier Isolationspräparate unter Zuhülfenahme des liq. conservativus (Kochsalz-Alaun-Sublimatgemisch) und Kali bichromic.-Lösungen herzustellen, konnte aber nur eine Art Epithelzellen nachweisen und hält die schlanken Gebilde zwischen den Epithelzellen für Ersatzzellen. Einen oberflächlichen Wimperbesatz vermisste er.

In den Verhandlungen der phys. med. Ges. zu Würzburg Bd. V, S. 17 heisst es in dem Bericht über die Section eines Enthaupteten (1855), dass nach der übereinstimmenden Behauptung von Gegenbaur, Leydig und Müller, ausser den übrigen Par-

thieen der Nasenschleimhaut auch die regio olf., die nach Todd-Bowmann und Kölliker flimmerlos wäre, einen Wimperbesatz zeigte. Die Epithelzellen besassen hier und da zwei, selbst drei hintereinander liegende Kerne. Die Bowmann'schen (von Kölliker so benannten) Drüsen ähnelten weniger den tubulösen Gebilden beim Thier als gewöhnlichen acinösen Schleimdrüsen (Leydig!). 1857 indessen erschien Leydig (39) bei der Ziege die mit schlauchförmigen Drüsen versehene Geruchsschleimhaut cilienlos. Ueber das Eintreten von Nerven ins Riechepithel traut sich derselbe Autor keine bestimmte Meinung zu, jedenfalls „setzten sie sich nicht in die Epithelzellen fort, sondern in eigene, das Licht stark brechende Streifen, die sich zwischen den Zellen befänden." Offenbar hatte Leydig von der inzwischen erschienenen Schrift M. Schultze's (58) (1856) keine gründlichere Kenntniss genommen. In ihr tritt nämlich M. Schultze auch für die Existenz zweier morphologisch und functionell ganz verschiedener Zellarten ein und bezeichnet die von Ecker als Ersatzzellen gedeuteten Gebilde als Riechzellen. Er unterscheidet somit scharf einerseits zwischen den sogenannten Stützzellen, schlanken cylindrischen Epithelzellen mit breitem, prismatischem, peripherem Ende und schmäleren, schlanken, längeren, häufig gegabelten Fussenden und ovalem, im oberen Theil der Zelle sitzenden Kern, andererseits den spindelförmigen Riechzellen mit dickerem, homogenem, peripherem und feinem, varikösem, centralen Fortsatz. In letzteren sieht er die eigentlichen Sinneszellen der varikösen centralen Fussenden dieser Zellen halber, die den feinsten Axencylinderfortsätzen täuschend ähnlich sahen. Einen Zusammenhang zwischen Olfactoriusendigungen und Riechzellen zu constatiren, gelang ihm nicht [1]). Seine Theorie verfocht Schultze auch den gegentheiligen Behauptungen Reichert's (55), (der in der reg. olf. des Kaninchens einzelne Stellen flimmern sah) und Hoyer's (27) gegenüber. Letzterer nahm freilich wohl noch in demselben Jahr seine Behauptung, die reg. olf. flimmere, zurück, wollte aber von der Aufstellung besonderer Riechzellen nach wie vor nichts wissen. Balogh (2) beobachtete Härchen, die sich aber nicht bewegen konnten, weil sie in dicklichen Schleim eingebettet waren.

1) Dagegen will Dogiel später zu wiederholten Malen beim Hecht und Frosch auf Isolationspräparaten einen Zusammenhang der Riechzellenfussenden mit centralen Nervenbündeln gesehen haben!

Clarke (9) erkennt zwar die Riechzellen beim Frosch und den Fischen an, findet aber, dass beim Säugethier die Gebilde der regio olf. alle wesentlich gleichartig seien und hält die Epithelzellen für die Enden der Riechnerven. Gastaldi's (23) wunderbare, von Niemandem getheilte histologische Auffassung der Riechschleimhaut ist nicht der Erwähnung werth, sie ist bei M. Schultze citirt zu finden.

M. Schultze erklärte die Ansicht Clarke's und Balogh's für irrthümlich, die bei Anwendung richtig dosirter Chromsäurelösungen ohne Weiteres als falsch sich nachweisen liesse. Der Frosch, giebt er zu, besitzt wohl einen Besatz aus feinsten 0,04‴ langen Haaren; dieselben, nur auf den Riechzellen sitzend, unterscheiden sich aber hinsichtlich ihrer langsam wogenden Bewegung (einzelne Haare sind völlig starr) durchaus von den 8—10 mal kürzeren gewöhnlichen, in dem bekannten schnellen Tempo nickende Bewegungen ausführenden Flimmerzellen der übrigen Respirationsschleimhaut. Auch zerstört Wasserzusatz sofort diese Härchen (der Frosch bringt nämlich selbst unter Wasser nie seine Riechgegend mit dem feuchten Element in Berührung, sondern schliesst seine Naslöcher durch Klappen!) und Zusatz von verdünnten Alkalien (Kali-Natronlauge) veranlasst nicht etwa wieder Flimmerung. Auch eine stärkere und schwächere Chromsäurelösung als $^1/_5$—$^1/_6$ Gran auf 1 Unze Wasser (bei Warmblütern $^1/_8$—$^1/_{16}$ Gran auf 1 Unze) vernichtet den Härchenbesatz. Die Riechhärchen kommen Amphibien und Vögeln zu, fehlen aber Fischen, Säugethieren und dem Menschen. Dennoch constatirte aber Schultze an gehärteten Präparaten kleinste 0,001 bis 0,002‴ lange stäbchenförmige Gebilde auf der Riechoberfläche, die durch eine schwache Querlinie vom Zellfortsatz abgrenzten und sich hier leicht ablösten (1856!). In seiner grösseren Monographie über die reg. olf. indess (1863) leugnet Schultze (59) (pag. 57) jede Spur eines Wimperbesatzes bei Säugethieren und konnte auch eine vom Zellinhalt scharf abgesetzte Membran nicht nachweisen, „die freie Fläche der Zellen veränderte sich durch Hervorquellen tropfenartiger Inhaltsmassen, Erscheinungen, die bei Berührung mit Wasser viel schneller eintraten." In frischem Zustande erschien die Oberfläche ganz glatt und nicht, wie Balogh annähme, mit Schleim überzogen." Auch die in den Würzb. Verhandl. Bd. V, 1855, p. 17 gegebenen Berichte über die Ge-

ruchsschleimhaut eines Hingerichteten, muss Schultze für eine Täuschung erklären, ebenso wie er A. Ecker's Beobachtung eines Flimmerbesatzes an der reg. olf. eines Justificirten bemängelt resp. sie dadurch erklärt, dass thatsächlich in der gewöhnlich als regio olf. bezeichneten Gegend flimmernde Inseln gewöhnlichen Epithels vorkämen, dass aber ebenso zweifellos die obersten Parthien der Nasenhöhle (am Septum und der obern Muschel) ohne Härchenbesatz wären. Andererseits begegne man auch tiefer unten zwischen dem flimmernden Epithel wimperlosen Stellen. Sonach bedürfe die von Scarpa, Sömmering, Arnold u. A. gegebene Beschreibung von der Ausdehnung und Begrenzung der Geruchsgegend nothwendig einer Correctur. Als Gegenstück zu den oben angeführten Befunden von Gegenbaur, Leydig und Ecker führt er seine Befunde bei 3 Erwachsenen an, in denen die respiratorische Nasenschleimhaut noch 48—60 Stunden p. m. Flimmerbewegung zeigte, wo indess die obersten, dazu noch mit gelb pigmentirtem Epithel besetzten Stellen der Nasenhöhle eines Wimperbesatzes entbehrten. Uebrigens habe ja Ecker bei einem neuen Fall den Flimmerbesatz an der saturirt gelben Stelle der obern Muschel und des Septums ihr gegenüber auch vermisst. Allerdings, fährt M. Schultze fort (5), können Chromsäurepräparate gelegentlich zu Trugschlüssen verführen. In einem der von ihm beobachteten Fälle zeigte nämlich ein sehr frisches, einem Neonatus entstammendes Präparat, welches zu stark erhärtet war, eine grössere Anzahl feinster (durch das Reagens verursachter, M. Schultze!) verschrumpfter und verbogener Härchen auf der Oberfläche. Controllpräparate frisch in humor aqueus von demselben Object angelegt, bewiesen, dass die scheinbaren Haare nur zwischen den Epithelzellen hervorgequollene Fortsätze der Riechzellen waren. Weiterhin sucht er der Ansicht entgegenzutreten, der zufolge die Ausdehnung der Geruchsgegend sich an die schon makroskopisch pigmentirten Stellen hielte. Ecker's locus luteus, der am Septum auf ca. 9''', an der obern Muschel auf ca 4''' und in sagittaler Richtung auf $1^1/_2$''' Distanz sich erstrecke, entspräche durchaus nicht dem thatsächlichen Verbreitungsbezirke des olfactorius, offenbar walteten sehr verschiedene individuelle Verhältnisse vor. Nach Studien am Neonatus würde schwerlich der untere Rand der oberen Muschel je von einem Riechnervenzweige erreicht.

Einen Zusammenhang zwischen Olfactoriusendigungen und Riechzellen hält Schultze für höchst wahrscheinlich, die Drüsen nennt er langgestreckte, in der Mitte zwischen Schlauch- und acinösen Drüsen stehende Gebilde. Beim Neonatus ähneln sie sehr denen der Säugethiere.

Welcker und Luschka fanden Flimmern auf der reg. olf. Bemerkenswerth ist aber, dass sich die Flimmern in dünner Chromsäure nicht halten, denn sie fehlten in dem 2 Tage später angefertigten Präparat.

Frey, der 1865 2 Std. p. mortem die Riechschleimhaut eines 30jährigen Enthaupteten untersuchte, fand die Zellen der reg. olf. in nicht unbeträchtlicher Ausdehnung wimperlos.

Waldeyer wiederum präsentirt noch 1883 auf der VIII. Wanderversammlung der südwestdeutschen Neurologen in Baden Präparate von der Riechschleimhaut eines Hingerichteten mit wohl entwickeltem Flimmerepithel. Freilich schienen damals Herrn Prof. Waldeyer zwischen den flimmernden Stellen auch flimmerlose sich zu befinden, bei genauerer Betrachtung liessen sich aber doch wenigstens noch Reste von Flimmern nachweisen, sodass der Vortragende meinte, der ursprünglich vorhanden gewesene Flimmerbesatz wäre bei den mikroskopischen Manipulationen verloren gegangen. Waldeyer neigt deshalb der Ansicht zu, die reg. olf. des Menschen besässe einen Flimmerüberzug.

Retzius (56) bestätigt für Myxine glut. M. Schultze's Theorie.

Paschutin (47) fand (beim Frosch) die Riechschleimhaut an den centralen Stellen der reg. olf. 4 Mal so dick, als an den mehr peripher gelegenen. Auch er kann sich von der grundsätzlichen Verschiedenheit beider Zellarten überzeugen und betont, dass die äusserste Schicht der reg. olf. nur die peripheren Fortsätze der Stütz- und Riechzellen trüge. Dann, so fährt er fort, folgt eine Zone ovaler sich stärker färbender Kerne, die meist in gleicher Höhe liegen und den Stützzellen angehören, während die Zone der schwächer gefärbten runden Riechzellenkerne sehr an Breite schwankt, an der Peripherie der Schleimhaut nur aus 1—2 Schichten besteht, im Centrum aber mehr als 15 übereinanderstehende Reihen aufweist. Von der pigmentirten, gefässreichen, bindegewebigen Schicht erheben sich Capillarschlingen bis in's Epithel. Das Pigment der subepithelialen Zone durchzieht mit

2 Streifen, einem parallel und nahe dem Epithel gelegenen und einem tiefer mehr gruppenweise verstreuten Antheil die Riechgegend. Die säckchenförmigen Bowmann'schen Drüsen liegen entweder ganz im Epithel oder reichen mehr minder tief in die Epithelschicht, sind aber jedenfalls mit einer kernreichen, zarten Cuticula versehen (M. Schultze konnte sich von einem Drüsenbasalsaum nicht überzeugen!). Im wesentlichsten Punkte, in der grundsätzlichen Differenz zwischen Riech- und Stützzellen ist Paschutin ganz M. Schultze's Ansicht, der sich weiterhin Martin (45), Langerhaus (38), v. Brunn (5), Ciroff (8), Colasanti (10), Peregaslawzeff (48—49), Sidky (62), Löwe (40), Felisch (20), Krause (37) und Dogiel (11[a]) anschliessen. In scharfem Gegensatz zu M. Schultze steht Exner (17—19), der einmal eine Reihe von Uebergangsformen zwischen Stütz- und Riechzellen fand, andererseits aber besonders auf Grund von Ergebnissen nach Durchschneidungen des bulb. olf. sich nicht in der Lage sah, M. Schultze's Theorie bestätigen zu können. Er hält beide Zellformen für functionell gleichwerthig und behauptet, dass sich die Nerven an der oberen Grenze des Bindegewebslagers in ein breitbalkiges Netzwerk auflösten, in dessen Lücken Kerne lägen. Aus diesem subepithelialen Maschenwerk gingen, auf keine Weise von ihm abgegrenzt, die centralen Fortsätze der Epithelzellen hervor ebenso wie die centralen Fortsätze der Riechzellen. Typische Riechzellen im Sinne Schultze's fand Exner nicht ohne Weiteres, wohl aber (Kaulquappe) den ersteren morphologisch sehr nahe stehende Elemente. Das normale Vorkommen von Uebergangsformen zwischen Riech- und Stützzellen, sowie die gleichmässige Degeneration beider Zellformen nach Durchschneidung des n. olfactorius, endlich der Zusammenhang der Nervenfasern mit beiderlei Zellenarten, lassen ihn zu der alten Ecker'schen Ansicht zurückkehren, der zufolge man die von Eckhardt beschriebenen spindelförmigen Zellen (M. Schultze's Riechzellen) als einfache Ersatzzellen d. h. sich entwickelnde Epithelzellen anzusehen habe.

Ausser Exner sahen auch Grimm (24—25), Lustig (43) und Peregaslawzeff (48) Uebergangsformen, Föttinger sogar nur Epithelzellen. Remy fand nur einen Zusammenhang zwischen Epithelzellen und Olfactoriusfasern. Das subepitheliale Netz wollen auch Paschutin (47) und Peregaslowzeff (48) gesehen haben,

während Löwe (40), Ciroff (8), Colasanti (19), v. Brunn (5—6), Retzius (56) und Schultze ihm jeden nervösen Character absprechen und es für bindegewebig erklären.

Dirknik-Holmfed (10a), der Exner's Versuche wiederholte, sah nach Durchschneidung der bulbi olfactorii beim Frosch 3—4 Wochen später bereits die ersten Degenerationserscheinungen an den Riechzellen, während die Stützzellen erst 3—4 Monate post operationem entarteten. Er steht somit auf M. Schultze's Seite.

In den letzten Jahren ist man nun auch auf entwicklungsgeschichtlichem Wege der Frage von der Specificität der Zellen der reg. olf. näher getreten, Untersuchungen, die aber ein mehr für Exner's Auffassung sprechendes Resultat ergeben haben. Ich nenne hier nur Putelli, der Uebergangsformen zwischen Riech- und Stützzellen konstatirte.

Nach Kaufmann (31) ist es der Einfluss der Reagentien, der nach einer gewissen Zeit zur Bildung verschiedener Zellformen führt. Kaufmann studirte längere Zeit die Veränderungen der Rachenschleimhaut in bestimmten Zusatzflüssigkeiten. Hierbei will er direct beobachtet haben, dass die von M. Schultze als Riechzellen bezeichneten Gebilde sich unter Ausstossung feinster Pigmentkörnchen direct aus den Stützzellen herausbildeten. Bei Anwendung indifferenterer Lösungen fand er theils Epithelzellen, theils kolbenartig oder mehr minder konisch zugespitzte Elemente. In der Ueberosmiumsäure prävalirte der Typus der Riechzellen. Bei Anwendung der sofort fixirenden 3procentigen Salpetersäure sind ausgesprochene Riechzellen viel seltener. Somit sind die sogenannten Riechzellen Abkömmlinge der Epithel(Stütz-)zellen und der Widerspruch in den einzelnen Ansichten erklärt sich durch die mehr minder langsame oder intensive Einwirkung der Agentien. — Bei Anwendung riechender Stoffe gelang es ihm aber nicht, Riechzellen aus Epithelzellen zu erzeugen.

Aus dieser historischen Uebersicht, die nur die Hauptpunkte der über den mikroskopischen Bau des Riechepithels herrschenden Differenzen wiedergiebt, geht zur Genüge hervor, dass eine erneute Bearbeitung des Gegenstandes und zwar unter Benutzung der heutzutage so hoch entwickelten Technik für nicht überflüssig zu erachten ist. Am ehesten glaubte ich mit Hülfe vergleichend anatomischer Studien zu einer präciseren Anschauung über die

regio olfact. zu gelangen und dies ist der Grund, der mich seit 2 Jahren zu zahlreichen Untersuchungen von Amphibien, Säugethieren und Mensch veranlasste.

Von Untersuchungsmethoden musste ich die von M. Schultze empfohlenen Isolationsmethoden in erster Linie berücksichtigen. Am schnellsten wirkt Kalilauge von 30—40 Procent Kali anhydric. ($^1/_2$—1 Stunde), langsamer (1—3 Tage) Chromsäurelösungen (Kaltblüter 0,04—0,033 $^0/_0$, Säugethiere 0,05—0,03 $^0/_0$, Mensch 0,05 $^0/_0$) eventuell unter Zusatz von etwas Gummischleim, Lösungen von Kali bichromic. (0,2—0,8 $^0/_0$) und Müller'sche Flüssigkeit allein oder mit physiologischer Kochsalzlösung. Zur Controlle diente Ranviers $^1/_3$ Alcohol allein oder mit nachfolgender Osmiumbehandlung (1 $^0/_0$) nach Stöhr, oder Osmiumsäure allein 0,025 $^0/_0$ (mehrere Tage) bis 1procentige Osmiumlösungen (24 Stunden). Endlich machte ich einen Versuch mit Ausstrichspräparaten, die ich mit 7 $^0/_0$ Sublimat fixirte.

Auch die Kaufmann'schen Untersuchungen bemühte ich mich zu wiederholen, muss aber gestehen, dass seine Methode der halbflüssigen Beschaffenheit des frischen Epithels halber recht schwierig ist. Man kann die Epithelien nicht von einander trennen ohne Kunstproducte zu erzeugen, frische Schnitte fallen zur Erkennung feinerer Details zu dick aus und wollte man sich des Gefriermikrotoms bedienen, so müsste man auf die vitalen Erscheinungen des frischen Gewebes verzichten (event. Flimmerbewegung).

Allerdings kann man an feinsten mit gebogener Iridectomiescheere entnommenen Partikelchen, falls man den Rand des Präparats einstellt, bei Thieren die reg. olf. von der reg. respiratoria der enorm differirenden Höhe des Epithels halber unterscheiden und sich ein Urtheil über Fehlen oder Bestehen eines Flimmerbesatzes bilden, beim Menschen ist eine solche Scheidung allein nach der Höhe nicht zulässig, weil mitunter das Epithel der reg. respir. das der reg. olf. an Dicke überragt, andererseits die bei Thieren in 12facher Lage übereinanderliegenden Riechzellenkerne beim Menschen einen viel geringeren Raum beanspruchen, wozu noch mannigfache durch Metaplasieen verursachte Anhäufungen von Zellen (resp. Kernen) in den unteren Lagen des respirat. Epithels kommen, die letzteres dem Geruchsepithel sehr ähnlich machen. Rechnet man hierzu noch die gar nicht so seltenen Wanderungen von Leucocyten durch's Epithel (wie sie

von Stöhr in der reg. respir. bereits nachgewiesen sind und von mir auch in der reg. olf. beobachtet wurden), die, wenn sie massenhaft erfolgen, den Charakter des Epithels in dicken Schnitten ganz vernichten können, so dass man nur unter Zuhülfenahme feinster Paraffinschnitte ins Klare kommt, so wird man begreifen, dass Irrthümer sehr leicht unterlaufen können [1]).

Ich kann daher nicht sagen, dass mich die nach Analogie von Kaufmann fortgesetzte längere Untersuchung frischer Objecte zu demselben befriedigenden und bestimmten Resultat geführt hat, wie es ersterem gelungen ist. Austritt von Pigmentkörnchen erfolgt sehr bald aus den Firsten der Epithelzellen und auch eine Einwirkung selbst indifferenter Lösungen auf die Epithelzellen glaubte ich annehmen zu dürfen, indess zu einem bestimmten Urtheil über die verschiedene Dignität der Zellen würde ich mich allein auf Grund dieser difficilen Methode nie veranlasst sehen. — Wohl aber schien mir die häufige Wiederholung frischer Untersuchungen zur Feststellung event. bestehender Flimmerung indicirt und ich habe desshalb, als ich meine Untersuchungen an der Riechschleimhaut des Kalbes, des Ochsen und am Schwein vornahm, die Präparate an Ort und Stelle, d. h. im Schlachthof entnommen und daselbst in humor aquens resp. 0,73-procentiger Kochsalzlösung untersucht. Die Partikelchen wurden den hintersten Theilen der gelb bis bräunlich gefärbten Ethmoidalwülste nach sagittaler Aufsägung des Schädels mittelst feinster Scheere entnommen und zwar an derjenigen Hälfte, die noch von der Nasenscheidewand bedeckt war [2]). Durch kleine Paraffintröpfchen, die auf den Objectträger aufgekittet waren, wurde das Präparat vor übermässigem Druck seitens des Deckglases (resp. eines noch leichteren Glimmerplättchens) geschützt. Ich habe ein Mal unter 20 Malen auf der Oberfläche von anscheinend typischem

---

1) Selbstredend ist es durchaus nicht meine Absicht, den Werth der frischen Präparate von der menschlichen reg. olf. schmälern zu wollen, dieselben sind ja namentlich bei Beurtheilung pathologischer Vorgänge (namentlich von Verfettungen) unentbehrlich, indess ohne Anlegung von Schnittserien kann man sich keine vollständige Vorstellung von dem Bilde einer menschlichen Geruchsgegend machen.

2) Da beim Aufsägen des Schädels das Sägeblatt oft unerwartete, erst bei der mikroskopischen Untersuchung hervortretenden Läsionen schafft.

Geruchsepithel sich bewegende feinste Härchen gesehen, möchte aber doch mit Rücksicht auf die vielen negativen Resultate dieser einen Beobachtung keinen besonderen Werth beimessen, zumal mich die weitere Verfolgung meines Thema's mittelst Schnittserien M. Schultze's Ansicht genähert hat. Auch beim Kaninchen und Meerschweinchen gelang es mir nicht, in frischen Objecten Flimmern nachzuweisen, wohl aber beim Frosch, dessen regio olf., wie M. Schultze selbst zugiebt, mit langen feinen, in langsamem Tempo schwingenden Haaren besetzt ist. — An Paraffinschnitten durch die Riechgegend der genannten Thiere indess ist ein Besatz feinster Härchen, die etwa nur $^1/_2$ Mal so hoch sind als die Flimmern der reg. respir. unschwer zu erkennen. Auch an der reg. olf. der Maus wurde der Härchenbesatz nicht vermisst. Nichtsdestoweniger nehme ich Anstand, ihn mit gewöhnlichem Flimmerüberzug zu identificiren, denn sowie der Härchenbesatz auf der Riechschleimhaut des Frosches etwas durchaus Eigenartiges von gewöhnlichem Flimmerbesatz Verschiedenes darstellt (cf. oben), so muss auch dem Besatz auf der reg. olf. der Säugethiere ob seiner Kürze, Feinheit und leichten Zerstörbarkeit eine ausgesprochene Originalität zuerkannt werden. Die Härchen sitzen dem Epithel in seiner ganzen Continuität auf, es ist aber mir mehr wahrscheinlich, dass sie nur den Riechzellen zukommen, nur sind letztere in so überwiegender Mehrheit vorhanden, dass sie die Stützzellen selbst auf feineren Schnitten verdecken. Ich kann also M. Schultze's Ansicht über die ganz glatte Beschaffenheit der Geruchsschleimhautoberfläche nicht theilen, will aber zugeben, dass der Härchenbesatz mit gewöhnlichen Flimmern nichts zu thun hat[1]).

Im Uebrigen muss ich mich als Anhänger der Schultzeschen Lehre von der Specificität der beiden Zellarten bekennen. Es ist an Schnitten durch langsam erhärtete (Müller's Flüssigkeit, dünnere Chromsäurelösungen) Präparate unschwer sich ein Urtheil über die verschiedene Form und die verschiedene Farbennüance (Färbung mit Delafield's Hämatoxylin, Contrastfärbung des Protoplasmas durch Eosin oder Congo) der Kerne der sogenannten Stützzellen und Riechzellen zu bilden. Die Stützzellen-

1) Danach ist meine frühere Ansicht, dass die regio olf. sämmtlicher Thiere und des Menschen flimmern, einer Korrektur bedürftig.

kerne sind oval und tiefer blau, die Riechzellenkerne rund und blässer. Dieses Verhalten ist bekannt, nur scheinen mir die Angaben über die Form noch einer Erweiterung bedürftig. Ich habe nämlich durch Vergleichung früher und später eingelegter Objecte und Anwendung schneller und langsamer erhärtender Reagentien (Chromessigsäure, 7procentige Sublimatlösung) von der Riechschleimhaut des Hundes Bilder erhalten, in denen nur ein Theil der Präparate diese auffallende Formdifferenz zeigte, in anderen Präparaten waren auch die Stützzellenkerne mehr rundlich. An Sublimatpräparaten gelang es auch, die Kernstruktur gut zu erhalten, und wenn es mir auch Anfangs nicht gelingen wollte, wesentliche Unterschiede im Bau des Kerns herauszufinden, so schienen mir doch in einem besonders schnell und gut (1 Ethmoidalmuschel auf 1 Liter 7procentige 40° warme Sublimatlösung 3 Minuten p. mortem eingelegt) fixirten Object von der Riechschleimhaut des Ochsen Differenzen der Kernstruktur zu bestehen. Während die (übrigens in der Form den Riechzellenkernen fast gleichenden) Stützzellenkerne mehrere kleine Nucleoli enthielten, besassen die meisten Kerne der Riechzellkernzone einen grösseren, meist etwas excentrisch gelegenen Nucleolus, wie er Ganglienzellen eigenthümlich ist.

Unbekannt ist ferner die verschiedene Resistenz des Kerninhalts gegen Temperaturerhöhungen und höherprocentige Kali bichromicumlösungen. Wenn man auf Deckgläser oder Glimmerplättchen aufgeklebte Paraffinschnitte überhitzt und systematisch zu verschiedenen Zeiten, bei verschiedenen über 56—58° C. liegenden Temperaturgraden untersucht, so wird man finden, dass schon verhältnissmässig früh das Chromatin der Riechzellenkerne chemisch sich ändert, dass eine Art von (der Coagulationsnecrose im Aussehen ähnliche) Necrose eintritt, die dem Kern sein Färbungsvermögen raubt, während die Stützzellenkerne noch recht gut Hämatoxylin annehmen. Rechnet man hierzu noch die variköse Beschaffenheit der centralen Enden der Riechzellen und berücksichtigt man den Umstand, dass die grössere Dicke der Riechschleimhaut osmatischer Individuen (Hunde, Kaninchen) gegenüber der sehr viel geringeren Dicke der anosmatischen Thiere (Affen, Mensch) wesentlich auf die Differenz der sogenannten Riechzellenkernzone zu schieben ist, so wird man keine Veranlassung haben, M. Schultze's Theorie mit einer anderen zu vertauschen. —

Doch ohne mich auf weitere Details der thierischen reg. olf. einzulassen, erlaube ich mir, meine Ergebnisse beim Menschen zu schildern.

Während die mit hellgelber bis bräunlicher Schleimhaut bedeckten Ethmoidalmuscheln der meisten Säugethiere[1]) eine geradezu wunderbare Ausbildung und Faltung zeigen, springt beim Menschen das Siebbein nur in Form zweier Wülste in die Nasenhöhle vor. Dieselben, nach dem Schädel durch die lamina cribrosa abgeschlossen, repräsentiren die grössere, mittlere und kleinere über ihr oder etwas mehr hinter ihr liegende obere Muschel, die von ersterer durch einen von hinten hereindringenden Spalt getrennt ist. — Die obere Muschel wird häufig durch eine zweite Fissur. ethmoid. getrennt; dann enthält das Siebbein 3 Muscheln, wie es beim Neugebornen die Regel ist[2]). Zuweilen kommt auch noch an der horizontalen Partie der mittleren Muschel ein Spalt vor — dann existiren auch beim Menschen 4 Riechwülste.

Zur Entnahme von Schleimhautstücken ist natürlich die Halbirung des Schädels am vortheilhaftesten. Mir standen halbirte Schädel indess nur von Neugeborenen zur Disposition und da auch an anderen anatomischen Anstalten im Allgemeinen es schwierig sein dürfte, frische halbirte Schädel zu erhalten, muss man versuchen, sich den Zugang zur Nasenhöhle vom Munde her nach Durchsägung des Alveolarfortsatzes zu verschaffen oder, was viel bequemer ist, von der oberen Fläche der Schädelbasis her einzudringen suchen. — Zu diesem Behuf wird mit dem Meissel oder der Stichsäge das Siebbein aus seinen Verbindungen gelöst; es ist zweckmässig, sich immer wenigstens ca. 1 cm von dem Rande der lamini cribrosa entfernt zu halten, vorne dicht vor der crista galli durchzumeisseln, nach hinten zu aber den grössten Theil des Keilbeinkörpers mitzunehmen. Auch vom sept. narium kann man sich durch schräges Aufsetzen des Meissels ein recht grosses Stück verschaffen. Wo Meissel und Säge nicht ausreichen, muss

1) Nur die Primaten zeigen nach Zuckerkandl einen einfachern, dem des Menschen ähnlichen Bau des Geruchsorgans, der als Rückbildungsvorgang aufzufassen ist.

2) Diese Thatsache lässt in M. Schultze's Angaben über die obere Muschel des Neugeborenen und die Ausbreitung des N. olfactor. die nöthige Deutlichkeit vermissen; man weiss nicht, ob Schultze den untern Rand der dritten oder vierten Muschel meint.

eine Knochenscheere nachhelfen. So erhält man mit dieser anfänglich etwas roh erscheinenden, aber — gute Instrumente und einige Uebung vorausgesetzt — völlig zum Ziel führenden Methode die obere und mittlere Muschel, jedenfalls also das Terrain der reg. olf. — Die untere Muschel und Schleimhautstücke aus dem Nasenboden und den Nasenhöhlen sind hinterher leicht zu erhalten. Nach Herausnahme des Siebbeines wird die lamina cribrosa mit einer Laubsäge eingekerbt, so dass sich obere und mittlere Muschel leicht vom Septum abbiegen und beliebige Stücke der Schleimhaut entnehmen lassen.

Ich wählte entweder die ganz oberste Partie des sept. narium oder Theile von ihr, ferner Stücke von der medialen Fläche der oberen Muschel [1]) und fertigte horizontale und vertikale Schnitte an. Sehr vortheilhaft erschien es mir, die Schleimhaut von der lamin. cribr. an bis zum unteren Rande der mittleren Muschel in continuo abzuheben und vertikale Schnitte durch diesen Theil der Nasenhöhle anzulegen. Ich durfte so sicher erwarten, reg. olf. und respir. in einem Schnitt zu erhalten. — Das Abhebeln der Schleimhaut, welches mit einem dünnen, vorne scharfen und abgerundeten, elevatoriumartigen Messer vorgenommen werden kann, gelingt sowohl am frischen Präparat als am gehärteten. Das frische Präparat wird mit Igelstacheln auf eine Korkplatte geheftet und dann in Sublimat gehärtet. Ich habe indess gefunden, dass es besser ist, von dem gehärteten Präparte Stücke zu entnehmen. Es geht das ebenso gut, man ist nicht in solcher Gefahr, Epithelverluste zu erhalten, kann einzelne Regionen in Musse studiren, ohne Verwechselung der Stückchen riskiren zu müssen. Wichtig ist es aber, vor dem Einlegen der Schleimhautstücke in Celloidin oder Paraffin jeden Rest von, dem Präparat eventuell anhaftenden Knochenblättchen zu entfernen. Bekanntlich verlaufen die Olfact.-Fasern in Knochenrinnen oder Scheiden, ja es dringen mitunter kleine Einscheidungen etwas höher in die Schleimhaut hinauf. Am Septum ist die Ablösung ungleich leichter als an den Muscheln, besonders schwer am unteren Rand der mittleren Muscheln. Unbequem ist das genaue Registriren der einzelnen Stückchen aus den verschiedenen Gegenden der reg. olf., es ist aber unerlässlich

---

1) Es ist wichtig, sich immer auf die mediale Hälfte der obern Muschel zu beschränken.

und von mir strikte durchgeführt. — Wie für M. Schultze, war auch für mich der Ausgangspunkt weiterer Untersuchungen die reg. olf. des Neugeborenen. Auf genau nach M. Schultze's Angaben vorgenommenen Isolationspräparaten (0,005 %₀ Chromsäurelösung) constatirte ich die von M. Schultze genügend charakterisirten beiden Zellformen, indess war bei einzelnen Riechzellen das periphere Ende mehr stäbchenförmig, andere entsprachen mehr den schon von Anderen beschriebenen Riechzapfen und Riechkolben (Dogiel (11a) sah auch beim Frosch ähnliche Formen). Ausser diesen Gebilden und den an der Basis des Epithels gelegenen sternförmigen Ersatzzellen fand ich aber noch zum Theil rundliche, zum Theil ovale Zellen, die mitunter an einer Seite etwas konisch zuliefen. Ich hielt sie für Kunstprodukte, bis mich Serienschnitte eines Andern belehrten. In feinen Paraffinschnittserien (jeder Schnitt $^1/_{200}$ mm dick und dünner) lässt sich die Verschiedenheit des respiratorischen und des Geruchsepithels ohne Weiteres erkennen. Während man es an der unteren Muschel, am Nasenboden und den unteren Partien des sept. narium mit einem einschichtigen 0,045 mm hohen Flimmerepithel zu thun hat (Flimmern 0,006 mm hoch), erreicht schon im Bereich des unteren Theiles der mittleren Muschel das Epithel die Höhe von 0,06 mm und wird auf der 3. und 4. Muschel 0,075—0,081 mm hoch. Man unterscheidet an dem von feinsten, nur 0,003 mm hohen Härchen bedeckten Epithel[1]) einen peripheren, 0,015—0,024 mm hohen

1) Ueber die Bedeutung des feinen Besatzes auf den Kuppen des Riechepithels ist viel gestritten worden. An ganz frisch fixirter thierischer Riechschleimhaut erscheint der Besatz streckenweise thatsächlich aus feinsten Stäbchen zu bestehen und wird dadurch dem Cuticularsaum des Darmes sehr ähnlich, an andern Stellen aber differenzirt er sich als feinster Härchenbesatz. An noch andern Stellen, wo unbewusste und unbeabsichtigte Verletzungen bei den verschiedenen Manipulationen mit dem Präparat entstanden, erscheint die Oberfläche ganz glatt. Dasselbe Phänomen beobachtet man an möglichst frisch eingelegter Riechschleimhaut. Ich glaube die Differenz in dem Aussehen der einzelnen Stellen dadurch erklären zu können, dass ich eine Verklebung der Härchen durch die, die Oberfläche stets überziehende dünnste, von den Drüsen (oder Zellen?) abgesonderte Serumschicht annehme, wodurch allerdings bei Sublimatfixation ein Cuticularsaum vorgetäuscht werden kann. Davon völlig verschieden sind die postmortal aus den Zellen austretenden Eiweissfäden, -flocken und Tropfen.

Protoplasmasaum, der dem Ende der Stütz- und Riechzellen entspricht und daher vertikal gleichmässig gestreift erscheint (namentlich schön in Gummiglycerinpräparaten [Hoyer] und Glyceringelatine [Klebs]). In seinem Bereich präsentiren sich einzelne Kerne und Zellen mit Kern- und Protoplasmaring, Gebilde, wie sie den in den Isolationspräparaten für Kunstproducte gehaltenen entsprechen. Der grösste Durchmesser der Kerne beträgt 0,009 mm, das Protoplasma umgiebt den Kern mitunter auch in Form eines Halbmondes oder krönt ihn als konisch geformten Aufsatz, so dass Zelle und Kern zusammen einen vertikalen Durchmesser von 0,015 mm zeigen. — Auch mit querovalem, 0,006 mm hohem und rundem, 0,006 mm im Durchmesser haltendem Kern versehene Zellen wurden gefunden. Diese Zellen, die mit den Stützzellen nichts zu thun haben und auch nicht etwa den Drüsenausführungsgängen angehören (die Kerne der Drüsenausführungsgänge sind meist oval, die Zellen selbst vertikal in die Länge gezogen), sind nicht spärlich vorhanden; ich zählte auf einem Schnitt von 2,25 mm Länge deren 43. Diesem Protoplasmasaum schliesst sich die Zone der Stützzellenkerne an. Die Durchmesser dieser mehr ovalen Kerne betragen 0,0045 : 0,009—0,012 mm. Dann folgt die breite Zone der Riechzellenkerne, die hauptsächlich der reg. olf. ihr eigenthümliches Aussehen verleiht, so dass man unwillkürlich zu einer Vergleichung mit der Retina gedrängt wird. Man kann etwa 5—6 Kernreihen unterscheiden und betragen die Durchmesser der einzelnen Kerne 0,006 : 0,0075 mm oder 0,006 : 0,009 mm, doch kommen hier auch mehr ovale Kerne mit den Durchmessern 0,006 : 0,00975 mm vor. Ich habe schon oben den Grund der Abweichung in der Form des Kernes hervorgehoben.

Ueber die zwischen den Basalenden der Epithel- und Riechzellen befindlichen Ersatzzellen, die sich vorzüglich durch ihre 0,006 mm breiten Kerne kennzeichnen, ist nichts Besonderes zu sagen. Eine die Fussenden der Epithelzellen von der tunic. propr. trennende Cuticula ist beim Neugeborenen nicht nachzuweisen. Die Bowman'schen Drüsen entsprechen dem Typus der leicht verästigten tubulösen Drüsen und sondern Serum ab, während die in manchen Lehrbüchern fälschlich als acinöse Drüsen bezeichneten Gebilde der respir. Gegend zusammengesetztere tubulöse,

theils Schleim, theils Serum absondernde Drüsen darstellen[1]). — Die Drüsen der reg. olf. reichen an verschiedenen Stellen mit ihrem kolbigen Ende (Drüsengrund) bis aufs Periost, der Drüsenausführungsgang im Epithel ist meist sehr schmal, manchmal aber auch 0,009—0,012 mm breit. In der subepithelialen Zone sind je nach der Erfüllung mit Sekret die Drüsenkörper 0,021 bis 0,03 mm breit. Wo die Drüsenwände auf einander liegen, entspricht der Durchschnitt eines Tubulus einem Durchmesser von 0,024 mm. Beim Eintritt ins Epithel verschmälert sich der Ausführungsgang rasch. Die Drüsenzellen sind meist kubisch, seltener kleincylindrisch, der übrige Theil der subepithelialen Schicht wird von spärlichem adenoiden, mit elastischen Fasern untermischtem Gewebe eingenommen, in dem je nach der Schnittrichtung bald Quer-, bald Längsschnitte der marklosen Riechnerven bemerkbar werden. — Das bei Thieren so deutlich im basalen Theile des Epithels, sowie in dem peripheren protoplasmatischen Saum, endlich in den Drüsenzellen angehäufte Pigment ist beim Neonatus auf Schnitten sehr wenig ausgeprägt, ja in Balsampräparaten vielfach gar nicht sichtbar. Wohl aber lassen sich pigmenthaltige Zellen zwischen den Drüsen und in der Nähe der Gefässe, sowie in den Olfactoriusscheiden gut nachweisen. M. Schultze erwähnt Pigmentanhäufungen an diesen Stellen nicht und doch ist dieser Befund als physiologische Erscheinung für die Beurtheilung mancher Pigmentationen der reg. olf. beim Erwachsenen wesentlich. — Viel besser lässt sich das Pigment beobachten, wenn man das Präparat unmittelbar nach seiner Tinction in Aq. dest. untersucht.

Schon in den ersten Kinderjahren kann sich unter dem Einfluss überstandener Diphtherie, länger bestehender Katarrhe, wie sie primär, häufiger aber sekundär im Anschluss an Rachentonsillenhypertrophie, übermässiger Enge der Choanen (cf. Hopman's Arbeit) vorkommen, das oben entworfene Bild mehr minder erheblich ändern, wie sich überhaupt schon jetzt eine Einengung und Verschiebung der Grenzen der reg. olf. bemerkbar macht. Schon jetzt können Inseln respiratorischen Epithels auf der oberen

1) Flemming ist bekanntlich für eine genauere Klassificirung der Drüsen eingetreten.

Muschel vorkommen und zu irrigen Deutungen Veranlassung geben. Sehr lehrreich waren mir in dieser Beziehung einige Präparate von $1^1/_2$—4jährigen Kindern, die entweder eine Nasendiphtherie überstanden oder einen die Diphtherie begleitenden Nasenkatarrh durchgemacht hatten. Das Epithel war viel niedriger als zu erwarten stand, die Zone der Riechzellenkerne verschmälert, mit nur 2—3 Kernreihen versehen und in den Drüsen befanden sich die Zellen theilweise in Desquamation, kurz es handelte sich um die Residuen pathologischer Vorgänge resp. regenerative Processe. Bei anderen Kindern, die keine pathologische Nasenaffection zeigten, besass das Riechepithel eine Höhe von 0,06—0,069 mm und enthielt 3—4 Reihen von Riechzellenkernen. Die oben beim Neonatus beschriebenen, im Protoplasmasaum sich vorfindenden Zellen kommen auch in der Riechschleimhaut älterer Kinder (1—4jährige beobachtet) vor. Bei einem 6jährigen Knaben begegnete ich ausser diesen Zellelementen auch schon leicht pigmentirten (cf. die weiter unten beschriebenen Glockenzellen) in der Form letzteren ziemlich ähnlichen Gebilden.

Ich muss noch nachtragen, dass sich makroskopisch die reg. olf. in den beobachteten Fällen entweder gar nicht oder nur an ganz umschriebenen Stellen leicht gelblich gefärbt erwies.

Bei Erwachsenen giebt es Präparate, an denen die Geruchsgegend gleichfalls durch keine besondere Tinction markirt ist, meist ist die Nasenschleimhaut gleichmässig rosaroth. Andererseits erweisen sich einzelne Stellen am Dach unter der lamina cribrosa schön orange pigmentirt. Jedenfalls ist auch nur von einiger Regelmässigkeit hinsichtlich der Pigmentirung gar keine Rede. — In einem Falle erwies sich nicht nur die reg. olf., sondern auch die reg. respir. deutlich hellgelb gefärbt, wie ja auch mikroskopisch Pigmentirungen an der mittleren und unteren Muschel durchaus nicht zu den Seltenheiten gehören. — Recht häufig war die untere Hälfte und namentlich der vordere Theil der mittleren Muschel incl. seines unteren Randes schön rostgelb tingirt. — Kurz, aus der Anwesenheit des Pigments hat man kein Recht auf Gegenwart von Geruchsepithel zu schliessen, man ist auf diejenige Lokalität angewiesen, in der sich der reg. olf. verzweigt, das Nasendach unter der lamina cribrosa, die obersten Theile des Sept. gegenüber der oberen Muschel, die mediale Fläche der letzteren und allenfalls die obere Hälfte der mittleren Muschel.

Viel wichtigere Anhaltspunkte zur richtigen Würdigung der mikroskopischen Befunde durfte man erwarten, wenn es gelang, ein erwachsenes Individuum bei Lebzeiten auf seine Riechfähigkeit hin zu prüfen. Nur einmal hatte ich diese günstige Gelegenheit. Es handelte sich um einen 35jährigen Locomotivführer, der an einer doppelseitigen Recurrensparalyse in Folge eines Aneurys. arc. aort. laborirte. Patient erfreute sich seit Jahren eines vortrefflichen Geruchs. Mit dem Zwaardemaker'schen Riechmesser geprüft ergab sich bei ca. 14° C., die Grösse der Olfactie ausgedrückt in Millimeter: Cylinderlänge des Zwaardermaker'schen Riechmessers für Cedernholz 20 mm, für Kautschuk 9 mm, für Tolubalsam 1 mm. — Dieser Patient wurde ca. 18 Stunden p. m. secirt und das Siebbein, welches nirgends Pigmentirungen aufwies (nach Exision kleinster Partien aus der reg. olf. behufs Erlangung von Macerationspräparaten), sofort in 7procentiges Sublimat gelegt. — Auf Erhaltung der Kernform und -struktur innerhalb der reg. olf. durfte ich nicht rechnen, nichtsdestoweniger gab das Präparat recht instruktive Bilder.

Nach vollendeter Härtung erwies sich eine circumscripte Stelle der reg. olf. am Nasendach, Septum und den obersten Theilen der oberen Muschel ganz leicht gelblich verfärbt. Schnitte aus diesen Gegenden ergaben folgendes Bild: 0,06—0,081 mm hohes, mit feinsten 0,003 mm messenden Härchen besetztes Epithel. Peripherer Protoplasmasaum, 0,021—0,027 mm hoch, zeigt dieselben Kerne und Zellen, wie ich sie bereits beim Neonatus beschrieb. Ausserdem ist eine Anzahl Stützzellen bald verstreut, bald zu Bündeln gruppirt mit grobkörnigem gelben Pigment gefüllt. Die Menge des Pigments variirt, in manchen Zellen ist sie so erheblich, dass lediglich mit gelben Körnchen gefüllte Becherzellen entstehen. Der Kern dieser Zellen ist entweder ganz wie bei den gewöhnlichen schleimführenden Becherzellen basalwärts gedrängt oder gegen die vordere oder hintere Zellwand (etwa in deren Mitte) gepresst. — Am meisten interessirte mich aber eine Zellform, deren bisher von Niemand Erwähnung gethan war, die in ihrem Aussehen etwa den kleinen kugeligen Glocken ähneln, wie man sie an Pferdeleinen kleiner Knaben sieht. Es sind theils runde, theils etwas längs-, theils querovale deutlich pigmentirte Gebilde, die einen Kern besitzen, der bald oben, bald unten an der Zelle sitzt, oft aber auch an deren vorderer oder hinterer

Wand zur Beobachtung kommt. Auch Zellen mit zwei dicht neben einander oder diametral gegenüberliegenden Kernen sind stellenweise sichtbar. — Dieser Befund veranlasste mich dazu, den Gedanken, diese Zellen könnten möglicher Weise eine besondere Form von Sinneszellen darstellen, aufzugeben; denn einmal fehlen sie bei Thieren, und dann darf man auf Grund der verschiedenen Lage des Kerns annehmen, dass die Zellen nur in Folge einer Rollbewegung sich in dieser verschiedenen Weise präsentiren, mithin zu weniger sesshaften Gebilden, als es die eigentlichen Sinneszellen sind, gerechnet werden müssen. — Hinsichtlich ihrer Herkunft wären zwei Entstehungsmodi ins Auge zu fassen — einmal könnten sie sich aus den stark pigmentirten ausgebauchten Stützzellen entwickeln — andererseits aus dem subepithelialen Gewebe, das je eine Reihe von ovalen und rundlichen Pigmentzellen birgt, ins Epithel einwandern. Für den ersteren Entstehungsmodus spricht das Vorhandensein einer Anzahl Uebergangsformen zwischen bauchigen pigmentführenden Stützzellen (ich erinnere an die oben beschriebenen Zellen, bei denen der Kern gegen die andere Zellwand gepresst war) und den fusslosen Glockenzellen, für den zweiten Vorgang das Vorkommen der direkten Kerntheilung, wie sie durchwandernden Leukocyten eigen ist, sowie die Anwesenheit ähnlicher Zellen in der Tunica propria meist dicht unter dem Epithel. Man muss aber oft lange suchen, bis man derartige ähnliche Zellen unter dem Epithel erspäht.

Um dem Leser von der Art des Vorkommens dieser Zellen einen besseren Begriff zu geben, erlaube ich mir, über einige Serien genaueren Bericht zu erstatten.

Vaterlaus, 30jähriger Mann. Aortenaneurysma serös. Pleuritis, Nasenschleimhaut rosaroth, kein Katarrh. — Obere Muschel, obere Hälfte der medialen Fläche (horizontale Schnitte).

Schnitt I. Riechepithel deutlich, mit Stellen flimmertragenden respirat. Epithels abwechselnd, an dem einzelne Zellen mit Serum, andere mit Schleim erfüllt sind. Nur dort, wo deutliches Riechepithel vorhanden ist, zeigen sich innerhalb des Protoplasmasaumes 2 Glockenzellen, die an ihrem obern Pol einen Kern tragen, dann folgen 2 Glockenzellen mit 1 Kern am untern Pol, dann wieder 1 Glockenzelle mit 1 Kern oben, dann noch 5 weitere Glockenzellen, die den Kern unten tragen.

Schnitt II. Viel respirat. Epithel, nur wenig gut erhaltenes Riechepithel. Im respirat. Epithel keine Glockenzellen wahrnehmbar, wohl aber

im Riechepithel eine am Fuss der Epithelzellen gelegene Glockenzelle. Kern nach oben.

Dann folgt eine Glockenzelle, deren Kern an die vordere (oder hintere!) Zellwand gepresst ist, dann wieder eine Glockenzelle mit einem am obern Pol befindlichen Kern, dann eine undeutlich pigmentirte, fast nur den Kern beherbergende Glockenzelle, endlich noch 1 Glockenzelle mit am oberen Pol sitzenden Kern und noch einige undeutlich markirte, Glockenzellen ähnliche Gebilde.

Der bessern Orientirung halber erlaube ich mir von jetzt ab folgende Abkürzungen einzuführen: GZ.K.u. = Glockenzelle, Kern unten. — GZ.K.o. = Glockenzelle, Kern oben. — GZ.Kw. = Glockenzellen mit Kern an der vorderen oder hinteren Wand. — GZ.m.K. = Glockenzelle mit mehreren Kernen. — GZ.K.sch.u. = Glockenzelle mit seitlich (schief) unten gelegenem Kern. — GZ.K.sch.o. = Glockenzelle mit schief oben (seitlich oben) gelegenem Kern. — P = Lage der Zellen im Protoplasmasaum. — F = am Fuss des Epithels. — M = in der Mitte des Epithels innerhalb der Kernzonen.

Schnitt III. Epithel wie Schnitt II.

1. GZ.K.sch.u., GZ.R.u. und noch einige undeutliche Zellen } P.
2. GZ.K.u., GZ.K.u., GZ.K.u., einige Kerne, GZ.K.u. }

Schnitt IV wie Schnitt II. GZ.K.sch.u., GZ.K.u., einzelne Kerne, GZ.K.u, GZ.K.u.

Schnitt V mehr wie Schnitt I. Mehrere undeutliche GZ., dann 2 GZ.K.sch.o., noch mehrere GZ.K.u. (sämmtl. P), dann eine GZ.K.o. (F).

Schnitt VI. Einige GZ.K.o. u. GZ.K.w., GZ.K.o. (sämmtl. P), dann noch mehrere GZ. Darunter 1 über der ersten Kernreihe (M) GZ.sch.u., dann 1 GZ.K.u. (P), dann 1 GZ.K.w. (P), 1 GZ.K.o. (P).

Schnitt VII wie Schnitt I. 3 GZ. dicht hintereinander. 2 GZ.K.o. u. 1 GZ.K.u (P), noch einige undeutlich.

Schnitt VIII. 1 GZ.K.o. (P), 1 GZ.K.u., dann noch einige GZ.K.o.

Schnitt IX. Riechepithel mit respir. Epithel abwechselnd. — 1 Epithelzelle zu einer durch Hämatoxylin intensiv blauen Schleimkugel entartet, daneben 1 GZ.K.u., die in ihrem Aussehen den GZ. ähnelt, aber entschieden etwas bläulich angehauchten Inhalt aufweist. (Schleimige Regener. d. Pigmentglockenzellen). Am Ende des Präparats 4 GZ. zusammenliegend, 2 GZ.K.u. und 2 GZ.K.o. Dann 1 GZ.K.u. (P), dann 1 GZ.K.o., dann eine (scheinbar) gestielte Glockenzelle.

Schnitt X. 1 GZ.K.w., dann 1 GZ.K.o. (P), dann 1 GZ.K.o. (F), dann über den ersten 8 Kernreihen 1 GZ.K.o. (M).

Schnitt XI. 2 nebeneinander liegende GZ., 1 GZ.K.o., 1 GZ.K.u., einige GZ.K.u. (P), 1 GZ.2Kerne, 1 GZ.3Kerne, dann 1 GZ.K.w. u. 1 GZ.K.w. (P), 1 GZ.K.u. (F) und einige im Protoplasmasaum.

Schnitt XII—XVIII ergaben ähnliche Bilder. In Schnitt XVIII unter andern vereinzelten GZ. 4 nebeneinander.

Schnitt XIX unter andern 1 (F) GZ.K.o.

Schnitt XXV. 1 GZ.2Kerne, 1 GZ.K.u.

Schnitt XXVII. 1 GZ.2K., 1 GZ.2w.K., 1 GZ.2w.K., 1 GZ.2K.o. und u.
Schnitt LVII. 1 GZ.2K., 1 GZ.2K.o.
Schnitt LXXIII. 2 GZ. übereinander, die obere = GZ.K.o., die untere = GZ.K.u., dahinter 1 GZ.K.schr. u.
Schnitt LXXIV. Abermals 2 GZ. übereinander, die obere K.u., die untere K.o. etc. etc.

Anderes Schleimhautstückchen aus dem obersten, an die lamina cribros. anstossenden Theil des Sept. narium entnommen.

Schnitt VIII. 1 Uebergangszelle mit Pigmentkern wandständig.
Schnitt XXVII. 1 riesige pigmentirte Glocke.
Schnitt XXVIII. 1 GZ., die etwas über das Epithel ragt.

Anderes Schleimhautstück einer mehr dem vordern Ende der oberen Muschel gegenüberliegenden pigmentirten Stelle des Septum.

Schnitt I. c. 17 GZ. mit verschiedener Lage des Kerns (P, einige F). Bowman'sche Drüsen ziemlich reichlich, ohne Degeneration, Olfactoriusfasern deutlich, mit Pigment eingesäumt.
Schnitt X. 1 GZ.Ko.u. (Uebergangszelle?).
Schnitt XXXVIII. Abermals eine Uebergangsform wie vorhin.
Schnitt L. Einige auf dem Epithel liegende GZ.

Die Grössenverhältnisse (Längen- und Breitendurchmesser) der bald runden, bald längs-, bald querovalen Glockenzellen werden durch folgende Zahlen illustrirt: 0,009 : 0,009 mm oder 0,012 : 0,012 mm (runde); ferner 0,012 : 0,0075 mm, 0,012 : 0,0135 mm, 0,015 : 0,0135 mm. Doch kommen auch 0,03 : 0,021 mm messende, mit 0,006 mm hohem Kern versehene abnorm grosse Glockenzellen vor. Die Breite des Protoplasmasaums an den mit Riechepithel besetzten Stellen beträgt 0,06—0,081 mm. Die Riechzellenkerne sind in 3, höchstens 4 Reihen angeordnet, die Stützzellenkerne in 1—2. — Den Grund des Epithels bildet die Kette der Basalzellen und sind letztere gegen die Tunica propr. durch keine deutliche Cuticula getrennt.

In der Tunica propria sind Pigmentzellenzüge verstreut; meist ist das Pigment in rundlichen oder ovalen Zellen angehäuft. Die Bowman'schen Drüsen sind serös und im Bereich ihrer Ausführungsgänge stellenweise erweitert.

Auch in der Riechschleimhaut eines 29jährigen, sonst gesund gewesenen Locomotivführers (Albrecht), der an den Folgen einer Scapularfraktur starb, wurden die oben beim Neonatus beschriebenen unpigmentirten Zellen und Kerne im Protoplasmasaum nicht vermisst, desgleichen fanden sich auch pigmentirte Glockenzellen, indess bei Weitem nicht in der grossen Anzahl wie bei

Vaterlaus[1]). Makroskopisch liessen sich abnorme Veränderungen an keiner Stelle der Nasenschleimhaut konstatiren. In der Nasenhöhle befand sich hineingeflossenes Blut und spärliches glasiges Sekret. Im unteren Nasengang lag ein gelbgrünlicher Sekretfetzen. Einige Zupfpräparate frisch 8 Stunden p. m. in 0,73-procentiger Kochsalzlösung untersucht, zeigten Flimmerepithel und zwar schien dieses (von der medialen Fläche der oberen Muschel entnommene) Epithel aus Sinneszellen zu bestehen[2]). Trotzdessen ergab die Vergleichung mit (in 7procentigem Sublimat gehärteten) Schnittserien (und zwar von denselben Stellen), dass eine Täuschung hinsichtlich des Epithelcharakters vorlag. Ich fand die mit Flimmern besetzten Stellen wieder, konnte dieselben aber nun bei gut gelungener Kernfärbung nicht mehr als Sinnesepithel, sondern nur als metamorphosirtes respiratorisches Flimmerepithel ansprechen. — Das Geruchsepithel hatte eine zwischen 0,045—0,081 mm schwankende Höhe. Der Protoplasmasaum, 0,015 mm hoch, ist mit feinsten Härchen versehen, die ganz deutlich zu differenziren sind, aber nicht den Charakter der viel längeren Flimmern tragen. Stützzellenkerne stellenweise deutlich oval, Riechzellenkernzone aus 4 Lagen mit runden Kernen versehener Zellen bestehend. Drüsen zahlreich vorhanden, grösstentheils serösen Charakters, Olfactoriusverzweigungen in der Länge, Quere und schief getroffen. Uebergang von letzten Nervenendigungen in Epithelfussenden nicht zu konstatiren. Pigmentvertheilung wie bei Vaterlaus. — Auf längeren Schnitten lässt sich ein grösserer Wechsel im Epithelcharakter konstatiren. So alterniren Inseln deutlichen Geruchsepithels (mit hohem Protoplasmasaum, den beschriebenen unpigmentirten und pigmentirten Glockenzellen, den beiden gut differenzirten Kernzonen) mit Stellen daran stossenden hohen, anscheinend

1) Sollte doch das häufige Einathmen von Menthol, das Vaterlaus zur Linderung seiner Athembeschwerden c. 8 Tage lang in verschiedenen Zeiträumen vornahm, zum häufigern Auftreten der Glockenzellen Veranlassung gegeben haben?

2) Ich habe seitdem an drei weiteren Fällen in Zupfpräparaten von derselben Stelle und Partieen unter der lamin. cribrosa, und zwar einmal nach 12, einmal nach 19, einmal nach 24 Stunden p. m. deutliche Flimmerung konstatirt. Das Epithel ähnelte ausserordentlich dem Riechepithel. Der noch so spät nach dem Tode constatirte Befund der Flimmerung in der Nasenhöhle ist übrigens nichts Auffallendes (cfr. oben M. Schultze's Beobachtungen).

geschichteten Flimmerepithels, dann wiederum einfaches Flimmerepithel mit vollkommen verschleimtem Epithel, während die Tunica propria noch seröse Drüsen und Olfactoriusfasern mit Pigmentanhäufungen aufweist oder doch neben bereits verschleimten Drüsen sich noch eine Anzahl seröser konstatiren lassen.

Ich könnte die Beispiele von untersuchten Riechschleimhäuten Erwachsener und älterer Kinder noch um einige vermehren, will mich indess zur Vermeidung von Wiederholungen mit der Mittheilung begnügen, dass ich die oben beschriebenen Zellarten in gut entwickeltem Sinnesepithel (es giebt auch verkümmertes Sinnesepithel, dessen Beschreibung ich mir auf spätere Zeiten aufspare!) nie vermisste.

Die unpigmentirten Zellen sind auf jeder Altersstufe vorhanden, die pigmentirten treten häufiger erst bei älteren Kindern (das jüngste war $6^1/_2$ Jahre alt) und Erwachsenen auf. Indess darf man sich nicht mit der Untersuchung einer Stelle der reg. olf. und einzelner Schnitte begnügen, man muss, so umständlich und zeitraubend es auch ist, systematisch die Riechschleimhaut auf Serien durchmustern. Die Vertheilung der pigmentirten Glockenzellen ist nämlich nicht eine regelmässige und wird man ihnen noch am ehesten auf den schon makroskopisch gelblich pigmentirten Stellen des Nasendaches begegnen.

Nachdem diese Zeilen bereits niedergeschrieben waren, kam mir noch ein Fall zur Untersuchung, der besonders schön den Gegensatz zwischen Sinnes- und respiratorischem flimmerndem Epithel zeigte. Ich hatte längere Streifen der reg. olf. (Septum und mediale Fläche der oberen Muschel) entnommen, die gehärtet noch über 2 cm lang waren und konnte mit Leichtigkeit den Wechsel der verschiedenen Epithelarten constatiren. Dazu kam hier noch streckenweise eine vollkommene Vermischung des Epithelcharacters durch massenhafte Auswanderung von Leukocyten — kurzum es liessen sich sämmtliche oben besprochenen Vorgänge an einem Schnitt constatiren. Auch hier wurden die oben besprochenen Zellarten nicht vermisst.

Der besseren Uebersicht halber erlaube ich mir, das Resultat meiner Untersuchungen durch folgendes Resumé zu repräsentiren:

Resumé.

„Das Riechepithel des Menschen überzieht beim älteren Kinde und beim Erwachsenen nicht in continuo die bisher als Riechgegend beschriebenen Partien der oberen Muschel, der oberen Hälfte der mittleren Muschel, sowie der entsprechenden Partien des Septum (Ausnahmen hiervon macht nur der gesunde Neonatus), sondern ist auf ganz unregelmässig am Nasendach vertheilte Inseln beschränkt [1]). Aus diesem Grunde sind Zupfpräparate zur Entscheidung des Epithelcharacters nicht allein maassgebend und können zu trügerischen Schlüssen Veranlassung geben. Jedenfalls muss eine genaue Durchmusterung der ganzen reg. olf. mittelst Schnittserien sich der frischen Untersuchung und der an Macerationspräparaten anschliessen.

In selteneren Fällen ist die Gegend des Geruchsepithels durch eine Pigmentirung der Schleimhaut schon makroskopisch angedeutet. Im Uebrigen darf man aus dem Fehlen dieser Verfärbung nicht auf Abwesenheit von geruchspercipirenden Elementen schliessen, sowie andererseits eine Pigmentirung an anderen Stellen, die nicht der Geruchsgegend angehören und die am Septum ziemlich weit herabreichen und sich auch am vorderen und unteren Rande der mittleren Muschel und deren medialer und lateraler Fläche, ja mitunter sogar an der unteren Muschel vorfinden, noch nicht auf Anwesenheit eines Sinnesepithels hinzuweisen braucht. In diesem Falle beschränkt sich die Pigmentirung nur auf verschiedene Stellen der Tunica propria. Auch die Höhe des (im Allgemeinen auf Paraffinschnitten 0,06—0,08 mm betragenden Geruchsepithels) Epithels, sowie sein grösserer Kernreichthum können ohne die weiterhin zu erwähnenden Kennzeichen nicht zur Diagnose von Sinnesepithel hinreichen. Zu den noch erforderlichen Kriterien gehören:

1) ein Besatz feinster Härchen (Riechhärchen). Derselbe ist niedriger als der Flimmerbesatz des respirirenden Epithels, vulnerabler (wird leicht abgestreift) und kann auf gewisse Strecken einem gestichelten Cuticularsaum ähneln. Diese Aehnlichkeit ist aber bedingt durch Verklebung der Härchen mittelst Serum, das wahrscheinlich von den Drüsen abge-

1) Wie Schwalbe das gleichfalls in seinem Lehrbuch angiebt.

sondert, in feinster Schicht die Riechschleimhautoberfläche überzieht. Oft ist der Härchenbesatz verdeckt durch Austritt von Eiweissmassen in Form von Tropfen, Kügelchen, Streifen (postmortal);

2. ein Protoplasmasaum von 0,015—0,018 mm, der aus den peripheren Enden der Stütz- und Riechzellen besteht (die von Brunn beschriebene Membr. limit. olf. habe ich nicht differenziren können);
3. das Vorhandensein von unpigmentirten Zellen und freien Kernen, sowie das von pigmentirten, von mir als Glockenzellen benannten Gebilden im Epithel. Erstere sind nur im Protoplasmasaum von anderen Elementen zu differenziren, die zweite Art kommt an allen Stellen des Epithels vor. Die pigmentirten Glockenzellen finden sich aber nur bei älteren Kindern und Erwachsenen;
4. eventuell: „Differenzirung der Form der Stützzellenkerne (oval oder länglich) von der der Riechzellenkerne (runde Form).

   Ob diese Differenzen von postmortalen Veränderungen oder Einfluss von Reagentien herrühren (cf. meine Untersuchungen am Thier!), muss dahin gestellt bleiben. Ich habe auf manchen Schnitten mit unzweifelhaftem Sinnesepithel nur einen äusserst geringen Unterschied in der Kernform constatiren können;
5. gehörige Ausbildung der Riechzellenkernzone (3—4 Lagen);
6. Vorhandensein eines Saumes von Basalzellen, die durch keine Cuticula gegen die Tunica propria abgegrenzt sind;
7. eventuell: Pigmentirung der peripheren Enden der Stützzellen (auf Balsampräparaten häufig mangelnd, des starken Lichtbrechungsvermögens des Canadabals. halber);
8. Vorhandensein von unverschleimten mehr minder zahlreichen Bowman'schen Drüsen und Olfactoriusfasern in der Tunica propria, sowie Anhäufung von Pigment zwischen den Drüsen und Nerven und um (ja sogar in den Olfactoriusfasern selbst) die Olfactoriusfasern (in die Scheiden!) in Form längerer Zellenzüge oder circumscripterer Häufchen.

Von diesem Bilde der menschlichen reg. olf., das ich, weil es dem thierischen noch am nächsten steht, als normal bezeichnen möchte, kommen recht häufig Abweichungen vor. Ob diese Ab-

weichungen noch in das Bereich des Physiologischen gehören, können nur (mir leider hier in Zürich versagte) Combinationen von klinischen Untersuchungen mittelst Zwaardemaker's Olfactometer und Sectionsergebnissen lehren.

Einen Zusammenhang zwischen Olfactoriusfasern und Sinnesepithelzellen habe ich nicht nachweisen können.

Zum Schluss erlaube ich mir Herrn Professor Klebs für das mir in liberalster Weise zur Verfügung gestellte Untersuchungsmaterial meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

Benutzte Literatur.

1. Babuchin, Das Geruchsorgan (Stricker's Handbuch). Leipzig 1871, Cap. 35.
2. Balogh, Das Jacobson'sche Organ des Schafes. Sitzungsber. der Kaiserl. Akademie der Wissensch. zu Wien. Bd. 32, 1860.
3. Biermer, Verhandlungen der phys.-med. Ges. zu Würzburg. Bd. I. Nr. 14, 1850.
4. Blaue, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen etc. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1884.
5. v. Brunn, Die Membr. limit. olfact. Centralbl. f. med. Wiss. 1874.
6. v. Brunn, Untersuchungen über das Riechepithel. Arch. f. mikr. Anat. XI, 3, 1875.
7. Chatellier, H., Canalicules perforants de la membrane basale de la muqueuse nasale hypertrophée etc. Annales d. malad. de l'oreille etc. Bd. XIII, Nr. 6, p. 233—239.
8. Cisoff, Zur Kenntniss d. reg. olf. Centralbl. f. med. Wissensch. XII, Nr. 44, 1874.
9. Clarke, Zeitschrift für wissensch. Zoologie. Bd. XI (übersetzt).
10. Colasanti, Unters. über d. Durchschn. d. n. olf. bei Fröschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.

10a. Dircknik-Holmfeld, Experim. Untersuchungen über d. Bau d. regio olf. Nord. med. arch. XV, 1, 83.

11. Dogiel, Ueber die Drüsen d. reg. olf. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 26, S. 50.

11a. Dogiel, Ueber den Bau des Geruchsorganes bei Fischen und Amphibien. Biol. Centralbl. Nr. 14, 1886, S. 428.

12. Ecker, A., Ueber die Geruchsschleimhaut d. Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Vol. VIII, 1856.

13. Ecker, Icones physiologicae. Taf. VIII.
14. Ecker, Berichte über die Verhandlungen d. Gesch. f. Beförder. d. Naturwissensch. zu Freiburg. Nr. 12. 1855.
15. Eckhardt, Ueber die Endigungsweise der Geruchsnerven. Beiträge zur Anat. u. Physiol. Heft 1, S. 77, 1855.
16. Erichsen, De textura nervi olfactorii. Dorpati 1857. Diss. inaug.
17. Exner, Sitzungsberichte der kaiserl. Akad. d. Wiss. Bd. LXIII. I. Abth. Jan. 1870.
18. Exner, Weitere Studien über d. Struktur der Riechschleimhaut bei Wirbelthieren. Sitzungsber. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. Vol. LXV. IV. Abth. Jan. 1872, S. 27—31.
19. Exner, Sitzungsber. d. K. Akademie. Bd. LXXVI, 3—5.
20. Felisch, Beiträge z. Histologie d. Schleimhaut in d. Lufthöhle d. Pferdekopfes. Diss. 1878.
21. Föttinger, Recherches sur la structure etc. Bull. de l'acad. de Belge 1876.
22. Frey, Lehrbuch der Histologie.
23. Gastaldi, Acad. reale delle Scienze di Torino, Class. mathem. e fis. 2 ser. Tom. XVII, p. 372.
24. Grimm, Ueber das Geruchsorgan der Störe (Göttinger Nachrichten 1872).
25. Grimm, Ueber die Nervenendigungen des Geruchsorgans der Störe. Arbeiten aus der St. Petersb. Gesellsch. d. Naturf. 1873.
26. Henle, Eingeweidelehre.
27. Hoyer, De tunicae mucosae structure. Diss. inaug. Berolin. 1852 u. in Müller's Archiv 1857.
28. Hoyer, Ueber die mikrosk. Verhältnisse der Nasenschleimhaut verschiedener Thiere u. des Menschen. Reichert u. Du Bois Archiv 1860, S. 50.
29. Hoffmann, C. K., Onderzoekingen over den anatom. Bouw van de Membran olfact. en het periph. etc. Amsterdam 1866. Dissert. inaug.
30. Israel, Practicum der pathol. Histologie. 1889. Hirschwald.
31. Kaufmann, E., Ueber die Bedeutung der Riech- und Epithelzellen der reg. olf. Mittheil. aus d. embryol. Institut von Dr. Schenk. Wien 1887.
32. Klein, 1) Atlas of Histology u. 2) The Gland of the nasal cavity of the Guinea-pig. Quarterly Journ. of microsc. scienc. Vol. XX.
33. Kölliker, Mikrosk. Anatomie. Bd. II, Abth. 2 u. Handbuch der Geburtslehre. 1863.
34. Kölliker, Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. Gratulationschr. d. Würzb. med. Fakult. für Rinecker. 1877.
35. Kölliker, Zur Entwicklung des Auges u. des Geruchsorganes menschl. Embryonen. Gratulationsschr. f. Zürich. 1883.
36. Krause, Handbuch der menschl. Anatomie. 1876.
37. Krause, Die reg. olf. des Schafes. Diss. inaug. Rostock 1881.

38. Langerhans, Untersuchungen über Petromyzon Planeri. Bericht der naturf. Gesellsch. zu Freiburg (Br.). Bd. VII. 1873.
39. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen u. der Thiere. Frankfurt a. M. 1857.
40. Löwe, Beiträge z. Anatomie d. Nase u. Mundhöhle. Berlin 1878.
41. Luschka, Müller's Archiv 1857, S. 323.
42. Luschka, Das Epithel der Riechschleimhaut d. Menschen. Med. Centralbl. Nr. 22. 1864.
43. Lustig, Die Degeneration des Epithels der Riechschleimhaut des Kaninchens etc. Sitzungsber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien 1884.
44. Marshall, A. M., Morphology of the vertebrate olfactory Organ. Quart. Journ. of microsc. Science vol. XIX. 1879.
45. Martin (H. Newell), Ueber die Struktur der Riechschleimhaut (Journ. of Anat. and Physiol. VIII). 1873.
46. Paulsen, Ed., Ueber die Drüsen der Nasenschleimhaut, bes. d. Bowman'schen Drüsen. Arch. f. mikrosk. Anat. V. Waldeyer etc. Bd. 26. S. 307.
47. Paschtin, Ueber den Bau der Schleimhaut der reg. olf. des Frosches. Leipziger physiologische Arbeiten. 1873 (Med. Swzertnik 1872).
48. Peregaslawzeff, Sophie, Vorläufige Mittheilung über die Nase der Fische. Diss. inaug. Zürich 1876.
49. Peregaslawzeff, Sophie, Ueber die Struktur und die Form des Geruchsorganes.
50. Piana, Giov., Ueber das Jacobson'sche Organ. Refer. d. Zeitschrift f. Thiermedicin. Bd. VII, S. 325—326.
51. Putelli, Ueber das Verhalten der Zellen der Riechschleimhaut bei Hühnerembryonen früher Stadien. Wien. med. Jahrb. Heft V, S. 183—187. 1888.
52. Ranvier, Techn. Lehrbuch der Histologie. 1877.
53. Rémy, Revue des sciences médicales. Tome XIII, p. 13.
54. Rémy, La membrane muqueuse des fosses nasales. Paris 1880.
55. Reichert, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1856, Jahresb. S. 41.
56. Retzius, Das Riechepithel der Cyclostomen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1880.
57. Schwalbe, G., Lehrbuch d. Anatomie der Sinnesorgane. 1883, S. 47. ff.
58. Schultze, Max, Monatsber. d. Berl. Akademie. 1856, S. 504.
59. Schultze, Max, Bau der Nasenschleimhaut. Abhandl. d. naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. VII. Halle 1863.
60. Schultze, Max, Das Epithelium der Riechschleimhaut d. Menschen. Med. Centralbl. Nr. 25. 1864.
61. Sappey, Gazette méd. de Paris. 1853, p. 543.
62. Sidky, Recherch. anat. microsc. sur la muqueuse olfactive. 1877.
63. Seeberg, R., Disquisitiones microscopicae de textura membranae pitustariae nasi. Dorpat 1856. Dissert. inaug.

64. Stöhr, Ph., Ueber den feineren Bau der respiratorischen Nasenschleimhaut. Beiträge z. mikrosk. Anatomie d. menschl. Körpers. Würzburg. Verhandl. XX, 1.
65. Sussdorf, 1. mikrochem. Reaction auf thierischen Schleim. D. Zeitschr. f. Thiermedicin. Bd. XIV, Heft 5—6. Leipzig 1889.
66. Toldt, Gewebelehre (Geruchsapparat). 1877.
67. Todd-Bowman, The Anat. and Physiol. of Man. 1856, vol. II, p. 1—13. (1847 erschien aber bereits die 2. Abtheilung.)
68. Verhandl. d. physic.-med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. V, S. 17. 1855.
69. Waldeyer, Ueber die Riechschleimhaut des Menschen. Archiv f. Psychiatrie und Nervenkrankheiten. Bd. XV, 1, S. 279—280.
70. Welcker-Henle u. Pfeufer's Zeitschr. Bd. XX.
71. Wissozky, N., Ueber das Eosin als Reagens auf Hämaglobin etc. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 13, S. 479—496. 1876.
72. Zuckerkandl, E., Beiträge z. Anatomie des menschl. Körpers. Wien. med. Jahrb. VIII. Das adenoide Gewebe d. Nasenschleimhaut. 1886, S. 219 ff.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIV.

Fig. 1a u. b stellen Paraffinschnitte durch die Riechschleimhaut eines Neugebornen dar (oberste = 4. Muschel, mediale Fläche).

Fig. 2a, b stellen einen Celloidinschnitt durch die Riechschleimhaut eines mit gutem Geruchsvermögen ausgestatteten Erwachsenen (45j. Indiv.) dar, obere Muschel, mediale Fläche.

Fig. 2c. 35j. Vaterlaus (cf. Text). Paraffinschnitt (mit Mayer's Eiweissglyc. aufgeklebt, in Glycerin-Gelatine eingelegt) reg. olf., obere Muschel, mediale Fläche.

Fig. 3. (Z. Vergleich!) Paraffinschnitt durch die Schleimhaut der unteren Muschel, mediale Fläche eines Neonatus. Auf diesem Schnitt befinden sich gerade keine secernirenden acinösen Drüsen.

Erklärung der Abkürzungen.

Hb = Härchenbesatz (Riechhärch.).
Ps = Protoplasmasaum.
Skz = Stützzellenkernzone.
Rzkz = Riechzellenkernzone.
Bz = Basalzellen.
BD = Bowman's Drüsen.
D (in Fig. 3) = sog. acinöse Drüsen.
G = Gefässe.
P = Pigment.
Of = Olfactoriusfasern.
uZ = unpigmentirte Zellen (cf. den Text).
PZ = pigmentirte Zellen (im Text = pigmentirte Glockenzellen genannt).
Färbung = Delafields Hämatoxylin, schwache Kongolösung.

Ueber die Theilung der Pigmentzellen, speciell der verästelten intraepithelialen.

Von

Dr. K. W. Zimmermann,
Assistent am I. anatomischen Institut zu Berlin.

Hierzu Tafel XV.

Als ich auf die Arbeit von Flemming: „Ueber die Theilung von Pigmentzellen und Capillarwandzellen. Ungleichzeitigkeit der Kerntheilung und Zelltrennung“ [1]) hin Präparate von Kerntheilungsfiguren in Pigmentzellen für unsere histologische Sammlung anfertigte und eine grössere Anzahl derselben eingehend durchmusterte, fand ich den von Flemming so bestimmt hingestellten Satz, dass bei den grossen Pigmentzellen eine Zerlegung des Zellterritoriums während der Mitose ausbleibe und erst nach völligem Ablauf der Mitose eintrete, nicht bestätigt, obgleich ich dasselbe Object, nämlich Bauchfell und Schwanz von Larven von Salamandra maculata benutzte. Sämmtliche Pigmentzellen, deren Kerne sich im Uebergangsstadium des Doppelsterns zum Doppelknäuel und in letzterem selbst befanden, zeigten eine deutliche, äquatoriale Einschnürung, wie alle anderen in diesem Stadium sich befindenden Zellarten. Auch war es mir nicht möglich, grosse Pigmentzellen mit zwei ruhenden Kernen, oder solche, welche im Dispiremstadium keine Einschnürung zeigten, zu entdecken. Bestätigt fand ich jedoch die Angabe Flemming's, dass die Theilung oder „halbirende Zerlegung“, wie er sie nennt, die Tochterzellen nicht vollständig trennt, sondern dass zwischen den Zellkörpern und Zellausläufern gewöhnlich Brücken stehen bleiben. Die eigenthümliche, von Flemming genauer beschriebene Veränderung in dem Aussehen der Ausläufer während der

1) Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. 35.

Mitose ist eine so markante, dass ich schon bei schwacher Vergrösserung die in der Zerlegung sich befindende Zelle deutlich erkennen konnte. Diese Veränderungen sind je nach dem Ort, wo die Zellen sich befinden, verschieden. Während z. B. an den Pigmentzellen der Lunge eine Formveränderung kaum wahrzunehmen ist, so ist sie an den Zellen des Bauchfells sowie der Cutis, wie schon gesagt, sehr deutlich, zeigt aber an beiden letztgenannten Orten ganz verschiedenen Character, wie ein Blick auf Fig. 1 und 3 (Cutis) und Fig. 2 (Bauchfell) erkennen lässt. Flemming spricht zwar von diesen Unterschieden weiter nicht, lässt sie aber in seinen Abbildungen aufs beste erkennen.

Ich war weit davon entfernt, anzunehmen, dass Flemming sich geirrt habe, da doch die Pigmentzellen eben durch ihr Pigment so deutlich, ich möchte sagen grob hervortreten, dass man alle Gestaltveränderungen an ihnen und Mitosen in ihnen schon bei mittlerer Vergrösserung in den meisten Fällen aufs deutlichste erkennen kann, und somit ein Irrthum kaum möglich ist. Ich konnte mir diese Differenz zwischen unseren Beobachtungen nicht anders erklären, als dass individuelle Verschiedenheiten vorkommen, oder, was mir wahrscheinlicher ist, dass äussere Verhältnisse, sowie vielleicht auch die Qualität und Quantität der Nahrung durch Hervorrufen abnormer Zustände, den Theilungsmodus der Pigmentzellen beeinflussen.

Die Präparate stammen von Larven, welche sich durch ihr rapides Wachsen vor ihren Genossen auszeichneten, obschon sie alle ganz in derselben Weise ernährt wurden (Fleischstückchen von Fröschen, Mäusen und Kaulquappen). Sie frassen schliesslich nur noch Ihresgleichen und zwar ungefähr alle zwei Tage je einen. Um nun der Flemming'schen Ansicht möglichst gerecht zu werden, fertigte ich auch von den nur ganz langsam sich entwickelnden Larven einige Präparate an, da ich voraussetzte, dass hier eher noch Theilungen nach dem Flemming'schen Modus anzutreffen wären. Und in der That: ich fand nach einigem Suchen in der Lunge eine grosse, ungetheilte Pigmentzelle mit zwei Spiremen und im Bauchfell eine solche mit zwei ruhenden Kernen.

Aus alle Dem glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass eine verzögerte Zellleibtheilung bei den Pigmentzellen der Salamanderlarven wohl vorkommt, dass sie aber durch die Entwickelung beeinträchtigende und abnorme Zustände erzeugende

Momente, die sich nicht so leicht feststellen lassen, hervorgerufen wird, und dass unter ganz normalen Zuständen das zeitliche Verhältniss von Kerntheilung zu Zellleibtheilung bei den Pigmentzellen dasselbe ist, wie bei den übrigen Zellarten.

Bevor ich nun zum Hauptgegenstande meiner Mittheilung, nämlich einer eingehenderen Schilderung der Theilung der intraepithelialen Pigmentzellen übergehe, möge diese Zellart kurz characterisirt werden.

Die intraepithelialen Pigmentzellen scheinen locomobil zu sein; sie finden sich in allen Schichten des Epithels, gewöhnlich mit Ausnahme der oberflächlichsten, und zwar in die Intercellularlücken eingezwängt, so dass ihre Gestalt vielfach modificirt ist, und der Kern, sich den Verhältnissen anpassend, gewöhnlich längliche Form annimmt. Sie senden ihre sehr langen, vielfach verästelten, unter einander anastomosirenden, drehrunden Ausläufer zwischen den Intercellularbrücken hindurch auf weite Strecken hin, und zwar so, dass gewöhnlich 2—3 stärkere Hauptausläufer von der Zelle ausgehen, welche dann, in überaus feine und zahlreiche Aestchen zerfallend, ein complicirtes Maschenwerk bilden, welches jede einzelne Epithelzelle oft mehrfach umgiebt. Mit den Epithelzellen sind sie nie durch Intercellularbrücken verbunden.

Sie sind in hohem Maasse contractil. Ob nun die ganzen Ausläufer oder nur das Pigment zurückgezogen wird, ist schwer zu entscheiden. Letzteres erscheint mir wahrscheinlicher. Sicher, glaube ich, werden jedoch während der Theilung die Ausläufer im Ganzen eingezogen.

Der Pigmentgehalt ist ein sehr verschiedener. Man kann alle Abstufungen von Pigmentlosigkeit bis Pigmentüberfüllung beobachten. Das Pigment befindet sich mehr dicht unter der Oberfläche, sowohl des Zellleibes als der Ausläufer, was hauptsächlich bei den pigmentärmeren Formen deutlich hervortritt: Die Zellen erscheinen in diesem Falle bei mittlerer Einstellung schwarz contourirt. Die Pigmentkörnchen sind im Gegensatz zu anderen Pigmentzellen nicht alle gleich gross; man kann sogar zuweilen grössere Klümpchen wahrnehmen. Eigenthümlich ist, dass sie besonders an den Stellen stark pigmentirt sind, an denen die Oberfläche des Epithels durch feinkörnige Niederschläge stark

getrübt ist. Da ich diese Erscheinungen schon früher bei erwachsenen Fröschen beobachtete, so drängte sich mir die Vermuthung auf, diese Zellen seien nicht immer pigmentirt, sondern nur von Zeit zu Zeit und dann in verschiedenem Grade. Ihre Function ist vielleicht unter Anderem auch die, das Epithel frei von Verunreinigungen zu halten. Ausser den Pigmentkörnern enthalten diese Zellen zuweilen eigenthümliche, rundliche Gebilde in wechselnder Zahl, welche sich theils mit Hämatoxylin, theils mit Eosin etc. färben lassen, also verschiedener Natur sein müssen.

Was nun die Theilung dieser Zellen betrifft, so müssen wir 4 verschiedene Vorgänge unterscheiden, welche zum Theil neben einander hergehen:

1. Einziehung der Ausläufer und Abrundung der Zelle.
2. Kerntheilung.
3. Veränderung der Pigmentvertheilung in der Zelle.
4. Theilung des Zellleibes.

Die Einziehung der Ausläufer beginnt mit derjenigen Veränderung des Kerns, welche dem Spiremstadium vorausgeht und ist spätestens vollendet, wenn die Chromatinschleifen sich in der Tonnenform angeordnet haben, gewöhnlich aber schon, wenn das Spirem in den Monaster übergeht. Zu gleicher Zeit nimmt die Zelle eine derbere und widerstandsfähigere Beschaffenheit an; während ihre Gestalt vor der Theilung durch die Epithelzellen modificirt, der Kern in die Länge gezogen und gekrümmt wird, und die Contouren nicht zu sehen sind, werden die Epithelzellen nun ihrerseits selbst von der Pigmentzelle auf die Seite geschoben und in die Enge getrieben (Fig. 6 u. 8), rundet sich der Kern und wird der Zellencontour ziemlich deutlich sichtbar.

Die Kerntheilung geht in derselben Weise vor sich wie gewöhnlich, bietet also nichts Abweichendes und Bemerkenswerthes dar. (Siehe die Abbildungen 4—9.) Nur sei bemerkt, dass beim Monaster die Chromatinschleifen bis an die Zelloberfläche reichen, wie es ja auch z. B. bei den rothen Blutkörperchen der Fall ist (Fig. 5 u. 6). Einmal sah ich Schleifen in einen noch nicht ganz

1) Genaueres über diese Einschlüsse findet sich in der Arbeit von Theodor Kodis: „Epithel- und Wanderzelle in der Haut des Froschlarvenschwanzes." Archiv für Anat. u. Physiol., Physiol. Abthl. 1889. Suppl.

eingezogenen, kurzen Ausläufer hineingehen (Fig. 5); das betr. Ausläuferstück ist wohl noch grösstentheils zum Zellleib zu rechnen, indem sich die Zelle noch nicht völlig abgerundet hat.

Am merkwürdigsten ist das Verhalten des Pigments: dasselbe nimmt im Stadium des Spirems die Peripherie der Zelle und die Ausläufer, so viel von denselben noch vorhanden ist, ein. Gewöhnlich sieht man an 2 oder 3 Stellen der Peripherie das Pigment stärker angehäuft als anderswo. Es sind dies die Stellen, an denen die Hauptausläufer früher abgingen und jetzt schon häufig bis auf kurze Stummel eingezogen sind (Fig. 4). Im Knäuel selbst ist ebenso wenig wie früher im ruhenden Kern eine Spur von Pigment wahrzunehmen. Sobald nun aber die Spiremfäden in der Peripherie zerreissen und der Monaster beginnt, sieht man regelmässig Pigmentkörnchen in nicht unbeträchtlicher Menge zwischen den Chromatinschleifen auftreten (Fig. 5 u. 6). Ich vermochte dies mit homogener Immersion $^1/_{12}$ stets aufs Deutlichste zu erkennen, und ist ein Irrthum völlig ausgeschlossen. Im Stadium der Tonnenform hat sich in Bezug auf die Pigmentvertheilung noch nichts geändert (Fig. 7). Beginnt aber jetzt der Dyaster sich auszubilden, so ändert sich mit einem Mal das Bild: die Polfelder und die Umbiegungsstellen der Schleifen werden völlig frei von Pigment; die ganze Masse desselben sammelt sich im Aequator und noch zwischen den äussersten Enden der Schleifen an. Jetzt fängt die Zelle am Aequator an, sich einzuschnüren. Die Einschnürung geht bald durch die Pigmentmassen hindurch und theilt die Zelle in die beiden Tochterzellen, und zwar so, dass die Pigmentmasse genau halbirt wird (Fig. 8). Die Theilung ist eine vollständige und es bleibt keine Verbindung des Zellleibes, wie bei den grossen Pigmentzellen der Cutis, übrig. Während der ganzen Zeit vom Dyaster bis zur vollständigen Ruhe in den Tochterkernen verharrt das Pigment in der Nähe der Theilungsstelle (Fig. 9). Eine Anordnung der Pigmentkörnchen in Reihen, der achromatischen Spindel entsprechend, habe ich nie beobachtet. Sowohl Dispirem als Tochterkernpaar sind vollständig frei von Pigment.

Nach eingetretener Ruhe in den Kernen treten wieder Ausläufer auf.

Eigenthümlich ist, dass diejenigen intraepithelialen Pigment-

zellen, an denen ich Theilungsvorgänge nachweisen konnte, alle einen geringeren oder mittleren Grad von Pigmentreichthum besassen, während ich niemals übermässig pigmentirte Zellen in Theilung gesehen habe, die an manchen Stellen zahlreich vorhanden sind. Vielleicht ist es Zufall, vielleicht auch verdeckte das Pigment die Vorgänge im Innern; am wahrscheinlichsten ist es mir, dass die Pigmentüberfüllung die Theilung verhindert, und dass die Zellen, um sich theilen zu können, auf irgend eine Weise sich eines Theiles ihres Pigments entledigen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV.

Fig. 1 u. 3. Grosse, braune Pigmentzellen aus der Cutis des Salamanderlarvenschwanzes in Theilung. Die Kerntheilung steht in Fig. 1 im Uebergangsstadium vom Dyaster zum Dispirem, in Fig. 2 im Dispirem selbst. Man sieht bei beiden eine deutliche Theilung des Zellleibes. Leitz Obj. 7.

Fig. 2. Grosse, braune Pigmentzelle aus dem Bauchfell einer Salamanderlarve in Theilung. Dispirem. Deutliche Theilung des Zelleibes. Leitz Obj. 7.

Fig. 4. Intraepitheliale Pigmentzelle von einer Salamanderlarve. Spirem. Die Ausläufer sind bis auf kurze Stummel eingezogen. Der Contour ist ziemlich deutlich zu erkennen. Das Pigment ist in der Peripherie und besonders an den Stellen, wo die Ausläufer abgingen, angehäuft. Zwischen den Spiremfäden findet sich nicht die Spur von Pigment. Zeiss hom. Imm. $^1/_{12}$.

Fig. 5. Intraepitheliale Pigmentzelle. Uebergang des Spirems zum Monaster. Die Ausläufer sind unten vollständig eingezogen. Oben sind noch kurze Stummel übrig. Contouren oben weniger deutlich als unten. Das Pigment durchsetzt die ganze Kernfigur. Besonders stark ist es an zwei entgegengesetzten Stellen angehäuft. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 6. Intraepitheliale Pigmentzelle einer Salamanderlarve. Die Ausläufer sind vollständig eingezogen. Die Zelle ist abgerundet. Deutlicher Contour. Monaster. Die Pigmentkörnchen finden sich allenthalben zwischen den Chromatinschleifen. Zeiss hom. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 7. Dieselbe Zellart. Kerntheilungsfigur tonnenförmig. Ausläufer vollständig eingezogen. Deutlicher Contour. Zwischen den Schleifen finden sich ziemlich viele Pigmentkörnchen. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 8. Dieselbe Zellart. Dyaster. Ausläufer vollständig eingezogen. Deutliche Contouren. Polfelder frei von Pigment, ebenso die Chromatinschleifen. Das Pigment ist an der Theilungsstelle und zwischen den äussersten Chromatinschleifenenden angehäuft. Der Zellleib ist fast vollständig durchgetrennt. Zeiss. homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 9. Tochterkerne im Uebergang vom Spirem zur Ruhe. Das Pigment ist an der Theilungsstelle angehäuft. Die Theilung des Zellleibes ist vollständig erfolgt, wenn auch die Zellen noch fest aneinander liegen. Zeiss homog. Immers. $^1/_{12}$.

Fig. 10 u. 11. Intraepitheliale Pigmentzellen aus der Haut des erwachsenen Frosches. In Fig. 10 stark pigmentirte Zellen mit zahlreichen Ausläufern, welche die Epithelzellen umspinnen. 11a. Zelle mit kolbig verdickten, kürzeren Ausläufern. 11b. Pigmentarme Zelle. Das Pigment liegt ganz dicht unter der Oberfläche der Zelle. Dieselbe erscheint deshalb bei mittlerer Einstellung dunkel und sehr scharf contourirt. In Fig. 11c sind sämmtliche Ausläufer eingezogen. Leitz Obj. 7.

Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Crocodilen und Schildkröten.

Von

R. Wiedersheim.

Hierzu Tafel XVI, XVII u. XVIII und zwei Holzschnitte.

Im Jahre 1886 hatte ich Gelegenheit, von Herrn C. Rosset eine grössere Anzahl von Embryonen des Crocodilus biporcatus zu erwerben, die derselbe auf Ceylon gesammelt hatte. Wie dieselben conservirt worden waren, ist mir unbekannt geblieben, und ich kann nur sagen, dass ihr Erhaltungsgrad ein so vorzüglicher war, dass sie fast durchweg auch für die zartesten Details verwendet werden konnten.

Dasselbe gilt für die Chelonier-Embryonen (Chelone midas), welche ich meinem Freund und früheren Schüler, Professor W. N. Parker in Cardiff, verdanke.

Leider standen mir weder vom Crocodil noch von der Schildkröte die allerjüngsten Entwicklungsstadien zu Gebote, ein Mangel, der sich mir, wie bald ersichtlich sein wird, sehr fühlbar machte, so dass ich zum Theil nur Bruchstücke zu liefern in der Lage bin. Gleichwohl glaube ich, dieselben den Fachgenossen nicht vorenthalten zu sollen, da die Anlage des Urogenitalapparates der genannten Reptilien geradezu noch eine terra incognita vorstellt, und unser ganzes Wissen von der Entstehung jenes Organsystems bei Reptilien sich auf Eidechsen, Blindschleichen und Schlangen beschränkt. Dass aber die bei den letztgenannten Gruppen obwaltenden Verhältnisse nicht die ursprünglichen sind und keine directe Perspective auf diejenigen der Ur-Reptilien eröffnen, hoffe ich durch die vorliegenden Untersuchungen zeigen zu können.

Ich werde im Folgenden die Crocodile und Schildkröten trotz ihrer vielfachen Uebereinstimmung getrennt behandeln und jedem Capitel einen kurzen historischen Ueberblick über die von früheren Autoren an anderen Reptilien gewonnenen Resultate vorausschicken.

A. Die Vorniere.

Von Sedgwick und Balfour (1) wurde bekanntlich anno 1879 zum ersten Male bei Hühner-Embryonen eine Vorniere als solche sicher erkannt, während Gasser (5) schon fünf Jahre vorher das in Frage stehende Organ, allerdings ohne seine Bedeutung zu kennen, beschrieben hatte. Es handelt sich dabei um eine Zone verdickten Epitheliums im Bereich des vorderen Endes vom Wolff'schen Gang, in welchem sich jederseits drei grubige, trichterartige Einsenkungen bilden, welche unter sich durch eine Epithelleiste verbunden sind. Später senken sie sich immer tiefer in das Bauchfell hinein und treten in gegenseitige Verbindung, so dass jetzt die gesammte Vorniere einen leicht geschlängelten Gang darstellt, welcher sich durch drei Oeffnungen ins Coelom öffnet, und welcher sich, wie die Autoren damals noch annahmen, nach rückwärts in den Müller'schen Gang fortsetzen sollte. Das Ostium tubae identificirten sie mit einem Nephrostom der Vorniere, während die zwei anderen Nephrostomen sich wieder zurückbilden und verschwinden sollen.

Im Bereich der Vorniere entsteht nach Balfour und Sedgwick ein Gefässknäuel, welchen Balfour Anfangs als Glo-

merulus der Vorniere auffasste, später aber auf Grund neuer Untersuchungen Sedgwick's (16) anders deuten zu müssen glaubte.

Ich werde im speciellen Theil meiner Abhandlung auf dieses wichtige Gebilde näher einzugehen Gelegenheit haben.

Im Jahre 1885 wurde von Mihalcovics (8) auch bei Eidechsen und Nattern eine Vorniere nachgewiesen. Hier entstehen am vorderen Ende des Excretionsapparates drei bis vier Segmentalcanälchen durch Abschnürung des medialen Theiles der Seitenplatte, welche mit dem hohl gewordenen Wolff'schen Gang in Verbindung treten.

Aus dieser Art der Entstehung — vom Coelom aus —, schliesst nun Mihalcovics, dass auch die bei Reptilien zuerst entstehenden proximalen Abschnitte des Excretionsorgans der Vorniere der Anamnia entsprechen, während er dies für die Urnierencanälchen der genannten Reptilien nicht zu erweisen vermochte.

Nachdem nun van Wijhe (18) und Rückert (15) an Selachier-Embryonen gezeigt haben, dass Vorniere und Urniere aus genetischen Gründen nicht homolog sind, da die Vorniere als eine Ausstülpung, die Urniere aber, wie schon Adam Sedgwick nachgewiesen hatte, nicht als eine solche entsteht, so ist, meint Hoffmann (7), der Gedanke gewiss sehr erlaubt, ob nicht die Mihalcovics'schen Befunde eine andere Deutung zulassen, d. h. ob die proximalen Abschnitte des embryonalen Excretionsorganes der Eidechsen auch wirklich der Vorniere der Amphibien entsprechen.

Ich glaube nicht, dass diese von Hoffmann geäusserten Zweifel berechtigt sind, und zwar aus folgenden Gründen.

Erstens entspricht die Zahl der Segmentbläschen, wie Mihalcovics ausdrücklich bemerkt, derjenigen der Körpersegmente anfangs nicht ganz, sondern sie sind in geringerer Zahl als letztere vorhanden. Das kann nun, meine ich, auf die Urnierencanälchen keine Anwendung finden, erstens, weil diese in ihrer ersten Entstehung sich mit der Zahl der Körpersegmente decken müssen, und zweitens, weil hier bei der späteren Herausbildung einer Incongruenz jedenfalls nur eine Vermehrung der Canälchen über die Zahl der Körpersegmente hinaus stattfinden kann.

Dazu kommt aber für mich noch ein weiterer Grund, welcher zu Gunsten von Mihalcovics spricht: ich meine die Lage-

und Formverhältnisse des in der betreffenden Coelomregion liegenden Gefässknäuels („Glomus“, van Wijhe), der doch, wie ein Blick auf die Fig. 18 und 19 der Tafel II lehrt, gewiss mit einem ächten Glomerulus der Urniere nicht zu verwechseln ist (siehe später im spec. Theil).

Was die Entwicklung des Vornierenganges anbelangt, so soll er sich vom medialen Theil der oberen Seitenplatte, welche den Mittelplatten der höheren Amnioten entspricht, abspalten. Dies geschieht in einem Embryonalstadium von 8—9 Segmenten, und zu gleicher Zeit beginnt dort im Bereich des 4.—8. Segmentes die Bildung der proximalen Segmentbläschen durch Abschnürung vom Coelom. Anfangs liegt das proximale Ende des Vornierenganges weit vorne im Bereich des Halses, später aber wird es weiter caudalwärts getroffen, bis es endlich in die Brustgegend zu liegen kommt. Das vordere Stück scheint zu veröden.

Da sich die Vorniere der Amnioten nur rudimentär entwickelt und wahrscheinlich gar nicht als fungirender Excretionsapparat aufgefasst werden kann, so ist es, meint Mihalcovics, auch nicht zu verwundern, dass es bei ihnen — im Gegensatz zu den Amphibien — zu keiner Bildung von Flimmerzellen um die Nephrostomen kommt.

Die „proximalen Epithelcanälchen“ — und darunter versteht Mihalcovics eben die Vorniere — sammt den Nephrostomen und den freien Gefässknäueln verschwinden wieder, bevor die Urniere zur definitiven Entwicklung kommt, ein Verhalten, das mit demjenigen der Amphibien sich deckt.

Ueber die Gefässknäuel der Vorniere sagt Mihalcovics wörtlich:

„Dass die freien Gefässknäuel der Vorniere den Malpighi'schen Körperchen der Urniere homodynam sind, geht unter Anderem auch daraus hervor, dass sie distalwärts allmählich in die proximalen Gefässknäuel der Urniere übergehen, d. h. die Malpighi'schen Körperchen im proximalen Theil der Urniere nähern sich allmählich der medialen freien Fläche dieses Organes und der Wurzel des Gekröses, das Stroma der Urniere und das Coelomepithel verschwinden dann an der medialen Seite des Glomerulus, worauf dasselbe (soll wohl heissen: derselbe) theilweise frei in das Coelomepithel hineinragt. So entstehen die sog. Ueber-

gangsknäuel am proximalen Ende der Urniere, d. h. ganz nahe am Coelomepithel liegende Glomeruli."

In die Jahre 1887 und 1888 fallen die Untersuchungen von J. Perenyi (12) und Mitsukuri (9), welche wesentlich auf Grund der von Hensen, Graf Spee und Flemming an Säugethieren gewonnenen Resultate angestellt wurden. Die hier constatirte ektoblastische Anlage des Vornierenganges wurde auch von den obengenannten Autoren für Eidechsen (von Perenyi) und für Schildkröten (von Mitsukuri) behauptet[1]), ohne dass bis dato von anderer Seite eine Bestätigung erfolgt ist. Ueber die Vorniere selbst machen Perenyi und Mitsukuri keine Mittheilungen, wohl aber beschäftigt sich mit dieser Frage W. Weldon (17), sowie C. K. Hoffmann (7), und zwar letzterer so eingehend, dass ich hierbei etwas länger verweilen muss.

Bei Lacerta agilis entsteht die Vorniere als eine unterhalb von sechs bis sieben Somiten gelegene segmentale Falte, von welchen faltenförmigen Ausstülpungen nur die vorderste auf kurze Zeit mit dem Coelom in freier Verbindung steht; die caudalwärts folgenden zeigen niemals eine solche. Schon während ihrer Anlage nämlich schnüren sich Somiten und Seitenplatten fast vollständig von einander ab und die segmentalen Ausstülpungen bleiben in Folge dessen wohl noch mit den ihnen entsprechenden Somiten, aber nicht mehr mit den Seitenplatten in continuirlicher Verbindung. Die Vorniere von Lacerta agilis zeigt also nur ein Ostium[2]), und zwar nur deutlich auf einer Seite. Die am meisten caudalwärts gelegene segmentale Ausstülpung wächst nach hinten, legt sich der Epidermis unmittelbar an und bildet die Anlage des Wolff'schen Ganges. Wie bei Selachiern, so entsteht auch bei Reptilien — von der Natter konnte dies Hoffmann direct erweisen und von der Eidechse wenigstens wahrscheinlich machen — zuerst die Vorniere und dann erst ihr Gang. Bei der Natter handelt es sich um vier bis fünf Paare segmentale Ausstülpungen der Somatopleura, welche in ähnlicher Weise wie bei Lacerta agilis aus dem ventralen

1) Bei Phrynocephalus helioscopus Pall. wird dasselbe von A. Ostroumoff (11) gemeldet.

2) Bei Lacerta muralis konnte Hoffmann auf der einen Körperseite zwei Ostia nachweisen.

Theil der Somitenwand entstehen, und welche einem Pronephros gleich zu erachten sind, während von einem Pronephros-Gang noch keine Spur vorhanden ist.

Was aus dem Pronephros späterhin wird, lässt sich sehr schwer sagen; Hoffmann spricht sich hierüber äusserst vorsichtig und zwar folgendermaassen aus. Die vorderste Abtheilung des Pronephros abortirt, ganz wie bei Selachier-(Torpedo-) Embryonen, auch bei solchen von Lacerta agilis sehr frühzeitig; ob dies aber auch für die zweite Ausstülpung gilt, konnte nicht sicher ermittelt werden; die caudalwärts folgenden vereinigen sich, nachdem sie sich vollständig von den ihnen entsprechenden Somiten abgeschnürt haben, mit einander zu einer ziemlich voluminösen, vorn blindgeschlossenen Röhre. Diese wird caudalwärts allmählich weniger mächtig und setzt sich noch weiter nach hinten zu ununterbrochen in den Wolff'schen Gang fort.

Von einem specifischen Gefässknäuel der Vorniere berichtet Hoffmann nichts, wohl aber von „Malpighi'schen Körperchen", welche im Bereich der Vorniere liegen sollen. Ihre Entwicklung geht in ähnlicher Weise, wie die der Urniere, durch Einstülpung und Sprossenbildung von der Aorta aus vor sich, und wie die Anlage der Urnierencanälchen, so schreitet auch diejenige der Malpighi'schen Körperchen in der Richtung von vorne nach hinten weiter fort. „Die am meisten caudalwärts gelegenen Malpighi'schen Körperchen", sagt Hoffmann wörtlich, „die ich als zur Vorniere gehörend betrachte, unterscheiden sich kaum von denen, welche der Urniere angehören, der einzige Unterschied besteht vielleicht nur darin, dass sie etwas grösser sind."

Damit glaube ich Alles, was bis jetzt über die Vorniere der Reptilien resp. der Eidechsen, Blindschleichen und Schlangen bekannt geworden ist, berichtet zu haben. Ich könnte nun auf eine Schilderung der betreffenden Verhältnisse bei Crocodilen und Schildkröten eintreten, allein ich erachte dies desshalb nicht für angezeigt, weil hier — und dies gilt wohl für die Reptilien im Allgemeinen — zwischen Vor- und Urniere offenbar so enge Beziehungen bestehen, dass ich auch für letztere noch einige kurze Bemerkungen vorausschicken will.

B. Die Urniere.

Schauen wir uns zunächst in der Litteratur[1]) um, so ist vor Allem die Arbeit Max Braun's zu erwähnen. Diese erschien zu einer Zeit, wo man in das wahre Wesen der Urnierenanlage mit ihren später von Sedgwick, van Wijhe und Rückert aufgedeckten Beziehungen zu den Somitenhöhlen noch keinen Einblick hatte. Gerade aus diesem Grunde aber, weil Braun gänzlich unbefangen arbeitete, erscheinen mir die von ihm gewonnenen Resultate von der allerhöchsten Bedeutung. Ich erachte es daher, so oft dieselben auch schon in der Litteratur referirt worden sind, für nothwendig, noch einmal darauf zurückzukommen und es muss dies auch schon desswegen geschehen, weil sie den Schlüssel zum Verständniss meiner an Crocodilen und Cheloniern gewonnenen Befunde geben.

Ob Braun (3), dessen Arbeit aus dem Jahre 1877 datirt, von einer Vorniere etwas wahrgenommen hat, ist nicht ersichtlich. Was er aber ausführlich und offenbar ausserordentlich wahrheitsgetreu schildert, das ist die Entwicklung der Urniere. Nachdem er zunächst auf die segmentale Anlage der Drüsencanälchen aufmerksam gemacht hat, beschreibt er ihre Entwicklung bei Lacerta folgendermaassen:

„Seitlich neben der Aorta liegt ein kolbiger Zellhaufen, der sich bei genauer Verfolgung der Schnittserie als ein kugeliger, nach vorn und hinten scharf abgegrenzter Körper zu erkennen giebt und dessen Zellen direct mit den Zellen des Peritonealepithels zusammenhängen; der zellige Körper selbst ist noch solid, an diesen schliesst sich ventral ein kurzer hohler Stiel, dessen Höhle direct mit der Peritonealhöhle communicirt . . . . . . Die Communication besteht nur sehr kurze Zeit[2]), ist überhaupt auf

---

1) Von den Rathke'schen Arbeiten (13) über die Entwicklung der Natter, der Schildkröten und Crocodile, sowie von den Mittheilungen Clark's (4) glaube ich, da es sich hier im Wesentlichen nur um Schilderung der gröberen Formverhältnisse handelt, absehen zu dürfen. Die uns in diesem Aufsatz interessirenden Gesichtspunkte kommen selbstverständlich dort noch gar nicht in Betracht.

2) Es handelt sich dabei, wie man sieht, um ganz ähnliche Verhältnisse, wie sie Kölliker schon vor Braun in seiner Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere im Jahr 1876 beim

Schnitten nur selten zu finden[1]); sowie in der soliden Zellenkugel eine Höhlung auftritt, ist auch die früher bestehende hohle Einsenkung des Peritoneums geschlossen und die Höhlung der Segmentalblase ausser aller Verbindung mit der Bauchfellhöhle; nur die Wandung desselben hängt mit dem Epithel durch einen kurzen soliden Stiel zusammen."

Später sprossen dann die „Segmentalbläschen" (Braun) zu den Urnierencanälchen aus; diese setzen sich mit dem Wolff-schen Gange secundär in Verbindung, und jedes von ihnen erhält sein eigenes Malpighi'sches Körperchen, welches durch Einstülpung der der Aorta zuschauenden medialen Canalwand entsteht und sein Blut aus der Aorta erhält.

Nach Braun's Angaben sollen alle Canälchen der Urniere, mit Ausnahme ihres Anfangs- und Endstückes, mit Flimmerepithel, welches sehr lange Cilien trägt, ausgekleidet sein. Im Wolff-schen Gang wurde keine Flimmerung bemerkt, ebensowenig in der Höhlung der Malpighi'schen Körperchen.

Bei der Schilderung der ausgebildeten Urniere fasst sich Braun sehr kurz; im Wesentlichen bestätigt er, was die äusseren Formverhältnisse betrifft, die Angaben von Rathke, wie vor Allem die ganz oberflächlich, an der medialen Urnierenfläche liegenden, ursprünglich einreihig angeordneten Malpighi'schen Körperchen.

Später tritt eine Theilung und dadurch eine Vermehrung, zugleich aber auch eine Verschiebung derselben ein. Der segmentale Charakter der Urniere wird immer mehr verwischt. „Während bei den Anamnia die Verbindung der Segmentalorgane mit der Peritonealhöhle durch das ganze Leben bestehen bleibt, ist sie bei den Reptilien schnell vorübergehend, und alle Versuche, bei den ausgebildeten Urnieren derselben ein ähnliches

---

Hühnchen-Embryo beschrieben hat. Er spricht dort bei der Urniere von schwer zu erkennenden, rundlichen, leicht erweiterten Oeffnungen, mit welchen die kolben- oder keulenförmigan Urnierenschläuche in die Bauchhöhle münden. Beim Kaninchen vermochte Kölliker keine derartigen Verbindungen mit dem Coelom nachzuweisen.

2) Bei Anguis fragilis bleibt die solide Verbindung zwischen Coelomepithel und Segmentalblase viel länger bestehen. Bei der Natter dagegen findet die Abschnürung sehr früh statt, und nie findet sich hier die Spur eines hohlen Trichters.

Verhältniss, wie etwa beim Frosch, nachzuweisen, blieben fruchtlos; eine ächte Communication besteht nicht, sondern wird (Eidechsen ausgenommen) durch einen soliden Zellstrang vermittelt und angedeutet; die secernirenden Segmentalorgane der Reptilien haben mit der Peritonealhöhle keine Verbindung wie bei den Anamnia."

Mihalcovics verhält sich den Braun'schen Angaben gegenüber insofern sehr ablehnend, als er, wie oben schon erwähnt, jede Betheiligung des Coelomepithels an der Entstehung der Urniere und somit auch jegliche freie Communication zwischen den Canälchen derselben und dem Peritonealraum aufs Allerentschiedenste in Abrede zieht. Die ganze Entwicklung, und dies nimmt er auch für die Glomeruli der Urniere in Anspruch[1]), soll sich in den indifferenten Mesodermzellen des Urnierenblastems, d. h. in jener Region abspielen, welche man bei höheren Amnioten als die Mittelplatten bezeichnet. Auf Grund dessen hält er Urniere und Vorniere streng auseinander, ein an und für sich, wie wir durch van Wijhe wissen, vollberechtigter, aber auf andere Weise zu interpretirender Satz!

Die bei dem Heranwachsen der Urniere entstehenden neuen Canälchen und neuen Glomeruli sollen nach Mihalcovics nicht aus den schon vorhandenen, sondern durch Neubildung entstehen, und zwar in gleicher Weise bei Reptilien wie bei Vögeln, d. h. durch Differenzirung aus dem „Urnierenblastem".

„Während des Entfaltungsprozesses und der Verlängerung der Urnierencanälchen behalten die Malpighi'schen Körperchen ihre ursprüngliche Lage an der medialen Seite der Urniere bei, gegenüber der Gekröswurzel, dort, wo die Geschlechtsdrüse zum Vorschein kommt. Auffallend ist die excessive Grösse dieser Körperchen bei jungen Säugethier- und menschlichen Embryonen" etc. „Beim Hühnchen sind sie etwas kleiner; der Gefässknäuel ist immer stark gelappt, hebt sich an gehärteten Präparaten in Folge der Schrumpfung von der äusseren Epithelwand (Bowman'sche Kapsel) mitunter stark ab, so dass ein grosser freier Raum um den Gefässknäuel entsteht; das niedere Plattenepithel der inneren Wand folgt der Oberfläche des sich zusammenziehenden Gefässknäuels."

1) Gleichwohl aber erklärt er, wie schon oben bemerkt, die Glomeruli der Urniere für „homodynam" mit denjenigen der Vorniere.

Wie sich Mihalcovics heute zu diesen Fragen stellt, weiss ich nicht, allein ich möchte wohl annehmen, dass er einstweilen in manchen Punkten seine Auffassung geändert hat.

C. K. Hoffmann (l. c.), welcher sich ebenfalls mit der Untersuchung der Urnierenanlage bei Lacerta befasste, kam zu folgenden Resultaten, welche mir, da sie 13 Jahre nach der Braun'schen Arbeit erschienen und in Folge dessen auf Grundlage aller neueren, in anderen Wirbelthierabtheilungen einstweilen erworbenen Kenntnisse gewonnen wurden, alle Beachtung zu verdienen scheinen.

Wie kaum anders zu erwarten war, kam Hoffmann auch bei Lacerta im Prinzip zu denselben Ergebnissen, wie van Wijhe und Rückert an Selachier-Embryonen, allein die Entwicklung ist bei Lacerta agilis insofern eine abgekürzte, als sich die Urnierencanälchen schon sehr frühzeitig von den Seitenplatten vollständig abschnüren und demnach ganz geschlossene Bläschen bilden, und ferner, dass sie sich unmittelbar nach der Anlage des Wolff'schen Ganges auszubilden beginnen[1]).

Nach van Wijhe's Bericht kommt es bei Selachiern im Bereich des Pronephros ebenfalls zur Entwicklung von Urnierencanälchen, allein dieselben brechen nie in den Urnierencanal durch und bilden sich in der Regel frühzeitig wieder zurück. Ihr rudimentärer Charakter ist unverkennbar, denn sie besitzen nicht einmal mehr bei allen Embryonen eine deutliche Höhle; früh schon treten ihre Wände zusammen, die Zellen derselben nehmen Sternform an und sind dann nicht mehr von den benachbarten Mesenchymzellen zu unterscheiden. Uebrigens gehen nicht immer alle im Bereich des Pronephros liegenden Urnierenbläschen zu Grunde, sondern es erhält sich, wie z. B. bei Pristiurus, stets das hinterste, während bei Scyllium allerdings alle drei zu Grunde gehen.

Bei den Eidechsen entstehen nun nach Hoffmann im Bereich der Vorniere ebenfalls Urnierencanälchen, allein dieselben treten, im Gegensatz zu den Selachiern, mit dem Segmentalgang

1) Mit diesen Befunden lassen sich auch die von Weldon, Mihalcovics und Strahl gewonnenen Resultate ganz wohl vereinigen, nur müssen sie auf Grund der Wijhe'schen und Rückert'schen Arbeiten anders gedeutet werden.

ebenso in Verbindung, wie dies für die weiter caudalwärts liegenden Urnierencanälchen aller Vertebraten gilt. „Ebenso wenig als man angeben kann, wo der Pronephros in den Wolff'schen Gang übergeht, ebenso wenig lässt sich auch nur mit einiger Bestimmtheit nachweisen, wo die Urnierencanälchen der Vorniere aufhören und die der Urniere anfangen"[1]).

Die Art und Weise, wie die Urnierencanälchen entstehen, erklärt ihre ursprüngliche segmentale Anordnung, und wenn später mehr als eines in je einem Körpersegment getroffen werden, so beruht dies nach Hoffmann auf secundären Wachsthumserscheinungen (Sprossenbildungen) und ganz dasselbe gilt für die Malpighi'schen Körperchen, indem sich dieselben ebenfalls vermehren. In Folge dessen kommen zu den primären (metameren) Malpighi'schen Körperchen später noch secundäre und tertiäre hinzu.

Was die weiteren histologischen Verhältnisse anbelangt, so besitzen die Urnierencanälchen in frühen Entwicklungsstadien, nach Hoffmann, ein ziemlich hohes Cylinderepithel, während das des Wolff'schen Ganges aus niederen, fast kubischen Zellen besteht. In späteren Stadien ändert sich dies, das Epithel des Ganges wird etwas höher, das der Canälchen niedriger; beide sind so wenig von einander verschieden, dass es oft schwierig ist, den Wolff'schen Gang von den Urnierencanälchen zu unterscheiden. Und weiter berichtet Hoffmann: „Die Urnierencanälchen selbst zeigen über ihrer ganzen Länge fast überall denselben Bau, ausgenommen in dem Theil, welcher die Gefässschlinge des Malpighi'schen Körperchens enthält. Sobald nämlich dessen Wand sich einstülpt und in diese Einstülpung eine Gefässschlinge der Aorta hineinwuchert, plattet sich das Epithel der eingestülpten Wand sehr stark ab; der Anlage des Gefässknäuels gegenüber setzt sich das Canälchen röhrenförmig in den sogenannten Hals des Malpighi'schen Körpers fort, während das Epithel hier ziemlich plötzlich in Cylinderepithelium übergeht, welches lange Cilien trägt" etc.

Indem ich mich nun zu meinen eigenen Beobachtungen wende, bespreche ich zunächst die Vorniere und die Urniere.

---

1) Der betreffende Satz ist im Originaltext nicht gesperrt gedruckt.

I. Die Vorniere und Urniere von Crocodilus biporcatus.

Ich habe hierüber, sowie auch über andere Theile des Urogenitalapparates bereits eine vorläufige Mittheilung (19) veröffentlicht. Seither aber hatte ich Gelegenheit, eine grosse Zahl von neuen Schnittserien zu vergleichen und auf Grund dessen sehe ich mich veranlasst, die von mir früher (l. c.) gegebene Darstellung in gewissen Punkten zu modifiziren.

Mit den Querschnitten vom Kopfende eines Embryo von 10 mm caudalwärts vordringend sieht man gleich bei Beginn des Coeloms die dorsale Peritonealwand jederseits in mehrere Falten gelegt, welche gegen die Wurzel des Gekröses gerichtet sind (Fig. 1α). Im Bereiche derselben ist der Epithelüberzug etwas erhöht und es machen sich in der Structur der einzelnen Falten gewisse Unterschiede bemerklich. Die weiter nach oben gegen die mesenteriale Umschlagsstelle des Bauchfells zu gelegenen und auf der Fig. 1α mit Gl bezeichneten Falten sind von dichten Zellmassen erfüllt und sind als die Vorläufer jenes Gebildes zu betrachten, das wir später als Gefässknäuel oder Glomus der Vorniere kennen lernen werden. Etwas weiter ventralwärts und durch eine tiefe Bucht davon getrennt, liegt eine von kantigen Rändern begrenzte Falte, die auf ihrer freien Fläche einen Wimpersaum trägt. Der epitheliale Ueberzug ist mehrschichtig und erstreckt sich eine kleine Strecke weit in die Tiefe, was sich im nächsten Schnitt (Fig 1β) noch deutlicher zeigt (bei Nph).

Auswärts von dieser in das mesodermale Gewebe einwuchernden Zellmasse, welche der Anlage des ersten Peritonealtrichters (Nephrostom) entspricht, trifft man in einem Schnitt, welcher vor den auf Fig. 1α dargestellten zu liegen kommt, auf das kopfwärts blind geschlossene Ende eines Drüsenschlauches. In Fig. 1α besitzt derselbe (Dr) schon ein kleines Lumen und bereits im nächsten Schnitt theilt er sich in drei Canäle (Fig. 1β), wovon der eine mit den einwuchernden Zellen des Peritonealtrichters zusammenzufliessen im Begriffe steht. Letzterer ist nun schon viel tiefer eingesunken und im nächsten Schnitt ist bereits der Durchbruch in den Drüsenschlauch erfolgt.

Zwei Schnitte weiter caudalwärts tritt ein zweiter Trichter

auf (Fig. 1γ). Dieser ist viel weiter und in seiner ganzen Höhle von langen, starken Wimpern ausgekleidet. Eine Verbindung desselben mit einem Drüsenschlauch erfolgt zwei Schnitte später und in seinem ganzen Bereich stellt der über ihm liegende Glomus ein mehr einheitliches, kugelig vorragendes Gebilde dar (Gl). Bald darauf wechselt dieses und es treten an seine Stelle wieder mehrere kleinere Falten, ähnlich wie auf Fig. 1α. Zugleich rückt die ganze hier in Betracht kommende Region der Coelomwand weiter in die Peritonealhöhle herein und dadurch zieht sich das Drüsenconvolut zusammt der Glomusanlage gleichsam mehr aus der mesodermalen Unterlage (Somatopleura) heraus. Die Drüsenschläuche sind drei Schnitte weiter wieder bis auf einen — und auch dieser hat sein Lumen gänzlich verloren — geschwunden, bald aber tritt in dem letzten Rest wieder eine Höhlung auf, welche auch sofort mit einem neuen — dem dritten — Trichter in weit offener Verbindung steht.

Auch der Glomus hat sich wieder mehr erhoben und fünf Schnitte weiter erscheint ein vierter Trichter. Von jetzt an entfalten sich die Drüsenschläuche immer stärker, ihr Epithel wird heller und während sich nun der Glomus mehr an die mediale Seite des sich immer weiter in das Coelom vorwölbenden Drüsenorganes anlegt, setzt sich letzteres in einer Weise, wie dies gleich von einem etwas älteren Embryo geschildert werden soll, durch die ganze Leibeshöhle bis zur Cloake fort. Auf gewisse Veränderungen des Glomus werde ich auch dort erst näher eingehen können. Für jetzt will ich nur noch bemerken, dass sich die gegebene Darstellung auf die linke Seite des kleinsten, mir zur Verfügung gewesenen Embryos (10 mm) bezieht.

Rechts verhält sich prinzipiell Alles ebenso, nur besteht hier an der Stelle, welche jener entspricht, wo linkerseits die Drüsenmassen bis auf einen rudimentären Gang reducirt sind, eine gänzliche Unterbrechung derselben. Letztere dauert durch drei Schnitte hindurch an und auf dieser ganzen Strecke erscheint auch der Glomus sehr abgeflacht, ohne übrigens ganz unterbrochen zu sein.

Ich wende mich nun zu einem etwas älteren Embryo (12 mm).

Das Coelom (Co, Co²) ist auf der Fig. 1α zwei Mal getroffen. Ventralwärts stellt es einen weiten, das Herz umschliessenden Hohlraum dar, während es dorsalwärts, über und etwas einwärts

von den vorderen Cardinalvenen jederseits in einen spitzen Blindsack ausläuft (Co^2). Sechs Schnitte nach dem vordersten Beginn des letzteren ragt von der dorsalen Wand jedes peritonealen Blindsackes ein Wulst in das Lumen herein und wenige Schnitte weiter caudalwärts (Fig. 3 u. 4) erscheint dorsalwärts in das mesodermale Gewebe eingebettet das blinde Ende eines Drüsenschlauches, welcher sich drei Schnitte weiter in zwei Canäle gabelt. Rechts und links bestehen insofern Unterschiede, als die Drüsenschläuche bald weiter, bald weniger weit sich kopfwärts erstrecken. In anderen Exemplaren von Embryonen aus denselben Entwicklungsstadien sieht man jene wulstige Einragung nicht sofort mit der Coelomwand verbunden; sie liegt anfangs frei in dem sich zuspitzenden Coelom (Fig. 2, 3, 4) und legt sich erst etwas weiter hinten der Coelomwand an. Dorsal (Fig. 2, 3) und zuweilen (Fig 4, 5) auch ventral zeigt sich dann das Peritonealepithel verdickt, erhöht. — In allen Fällen aber schlägt sich das Coelomepithel von der Stelle der Anlagerung an auf die Einragung hinüber und überzieht dieselbe in ihrer ganzen Ausdehnung. Kurz, es handelt sich um ein in das Coelom eingestülptes Gebilde, das sich bei stärkerer Vergrösserung als ein Gefässknäuel herausstellt. Es ist von unregelmässigen Rändern begrenzt, und allen Furchen und Unebenheiten folgt das überkleidende Coelomepithel. Im Innern liegen Zellen und Kerne von unregelmässiger Gestalt, rundlich und polygonal; während sie aber in den jüngeren Embryonalstadien gleichmässig neben einander liegen, erscheinen sie jetzt zu Gruppen oder Strängen vereinigt und von reichlichen, stark geknäuelten Capillaren mit Blutkörperchen durchwachsen. Häufig sind letztere zu förmlichen Kugeln zusammengeballt und werden von einem Kranze rundlicher Zellen, an deren grossem Kern man oft kaum einen Protoplasmahof zu unterscheiden im Stande ist, umgeben (Fig. 2, 3, 4, 5, 6, 8, 9, 10, 12, 13). Nicht selten liegen auch in der Umgebung des Gefässknäuels Blutkörperchen frei im Peritonealraum (Fig. 3, 4, 6, 8, 12).

Weiter caudalwärts vordringend sieht man, wie die anfangs noch dorsalwärts im mesodermalen Gewebe liegenden Drüsenschläuche allmählich gegen die epitheliale Coelomwand vordringen und dieselbe, wie ich dies schon bei dem Embryo von 10 mm geschildert habe, von oben und etwas von der lateralen Seite hereinbauchen (Fig. 5—7). Zugleich zeigen sie sich stark vermehrt und sie

confluiren — ich konnte dies an zwei Exemplaren constatiren — zum Theil zu einem weiten, sinuösen Hohlraum (Fig. 6, b H), welcher durch sechs Schnitte hindurch andauert, und eine feinkörnige Masse, die wohl als geronnenes Sekret zu deuten ist, einschliesst.

Durch die allmähliche Vorbauchung der Drüsenschläuche ins Coelom erfährt auch der Gefässknäuel eine Verlagerung; er wird auf die mediale Seite der Drüsenmassen gedrängt und schaut nun gegen das Mesenterium. Gleichzeitig vergrössert er sich bedeutend, zeigt sich an seinem freien (medialen) Rande wie aufgerissen, zerschlissen, und da und dort auch fingerartig gelappt (Fig. 5, 6, 7); bald ist er hoch, bald wieder niedriger, allein nirgends ist er, wie Flächenschnitte beweisen (Fig. 17 bis 19) gänzlich unterbrochen. An manchen Stellen besitzt er an seiner medialen Circumferenz einen ganz gleichmässigen glatten Rand (Fig. 8).

Sein epithelialer (peritonealer) Ueberzug bleibt nach wie vor bestehen[1]), wie dies auch für seine inneren, bereits oben erwähnten Structurverhältnisse gilt.

Wie die Figuren 5, 6 und 7 zeigen, ist die Verbindung des Glomus mit den Drüsenschläuchen eine ausserordentlich innige, und dass es sich auch um sehr enge physiologische Beziehungen zwischen beiden handeln muss, ist selbstverständlich. Bevor ich aber darauf eingehe, habe ich noch die feineren Structurverhältnisse der Drüsencanäle zu schildern.

Das Drüsenepithel besteht, wie dies Hoffmann (l. c.) auch von der Eidechse schildert, im Allgemeinen aus sehr hellen Elementen, die aber nach Grösse und Form in den einzelnen Schläuchen grosse Schwankungen zeigen (Fig. 6, 8). Nur bei den am meisten kopfwärts liegenden Drüsenabschnitten vermochte ich keinen Unterschied im Epithelcharakter nachzuweisen, so dass ich bei dem Versuch, den Sammelgang von dem übrigen Convolut abzugrenzen, in Verlegenheit gerieth (Fig. 5). Gleichwohl aber gelangte ich dadurch zum Ziele, dass ich mit der Durchmusterung der Serienschnitte weiter caudalwärts begann und die Stelle

1) Häufig ist der epitheliale Ueberzug undeutlich; stets aber erkennt man ihn vortrefflich an der dorsalen und ventralen Umschlagsfalte ins viscerale Peritoneum (Fig. 6, 8).

ins Auge fasste, wo der Ur- resp. Vornierengang in seinen nahen und charakteristischen Lagebeziehungen zum Ductus Mülleri sicher als solcher erkannt werden konnte. Von dieser Stelle ausgehend gelang es mir nicht schwer, dem Segmentalgang weit nach vorne, ja selbst bis in die Gegend nachzugehen, wo er sich mit den ersten Drüsencanälchen in Verbindung setzt (Fig. 5).

In den jüngsten Embryonalstadien ist dies allerdings fast oder ganz unmöglich, da hier auf der einen Seite, wie schon erwähnt, eine Unterbrechung stattfindet, ein einheitlicher Segmentalgang also nicht existirt. Aus diesem Grunde habe ich auch auf den betreffenden Figuren 1α,β,γ bei dem Drüsengewebe nur die Bezeichnung Dr beigesetzt. Auf Fig. 5 und 6 aber kann, meines Erachtens, über die Lagebeziehungen des Vornierenganges (VG) zu den Drüsenschläuchen (VN) kein Zweifel bestehen.

Etwas weiter nach rückwärts, da wo sich die sinuöse Erweiterung findet, verliert sich der gleichmässige Epithelcharakter immer mehr. In dem weiten Hohlraum selbst, welcher im Gegensatz zu den im mesodermalen Gewebe liegen bleibenden Drüsenschläuchen zusammt dem gelappten Glomus ganz in das Coelomepithel eingestülpt erscheint, persistirt das frühere, ungemein helle und klare Cylinderepithel [1]) mit den grossen runden Kernen und auf dem freien Zellrand sitzen deutliche Spuren früherer Wimperhaare [2]). Auch von Braun (l. c.) und Hoffmann (l. c.) wurde, wie schon erwähnt, auf Wimperzellen im embryonalen Excretionsorgane bei Eidechsen und Schlangen aufmerksam gemacht, so dass der von mir bei Crocodilen gemachte Befund nicht überraschend kommen kann.

Im Gegensatz nun zu dem geschilderten hellen und hohen Epithel ist dasjenige des Vornierenganges viel niederer und von cubischem Charakter. Zugleich sind die Zellen trüber und dies steigert sich noch mehr bei denjenigen eines Drüsenschlauches, den ich für einen Sammelgang halte. Er ist in der Fig. 6 [3]) mit

---

1) Bei der Färbung habe ich Alaun-Carmin mit vorhergehender Pikrin-Färbung combinirt.

2) Dass diese Zellen auch unter sich beträchtlich in der Breite und Höhe schwanken, will ich noch besonders erwähnen.

3) Man beachte auf der Figur auch die schwankenden Verhältnisse im Peritonealepithel: die Erhöhung derselben an den beiden Umschlagsstellen * und * *, sowie ventralwärts.

SG bezeichnet und, wie man sieht, handelt es sich an gewissen Stellen um verwaschene Zellgrenzen.

Aehnlichen Unterschieden begegnet man auch da und dort auf weiter caudalwärts gelegenen Serienschnitten, und wie gross hier die Differenzen werden können, beweist die Fig. 16, welche ebenso wie alle übrigen Abbildungen mittelst der Camera von mir selbst gezeichnet ist. Dazwischen bestehen allerdings grössere Strecken, wo nur ein geringer oder gar kein Unterschied der Epithelien nachweisbar ist (Fig. 5, 12, 13). Es ist nicht unmöglich, dass bei den Differenzen im Zellcharakter auch physiologisch verschiedene Zustände eine Rolle spielen, doch kann ich hierfür keinen Beweis erbringen.

Gleich im nächsten Schnitt, welcher auf denjenigen folgt, welcher in Fig. 6 dargestellt ist, und welcher 13 Schnitte von dem ersten Beginn des vordersten Drüsenschlauches, also 18 Schnitte vom Coelomanfang, entfernt liegt, erscheint der erste Peritonealtrichter der rechten Seite.

Linkerseits geschieht dasselbe drei Schnitte weiter caudalwärts. Hier wie dort kündigt sich das Auftreten desselben durch eine bedeutende Verdickung des Peritonealepithels an. Ich habe die Stelle, wo diese Verdickung später erfolgt, auf der Fig. 6 mit NA (= Nephrostomen-Andeutung) bezeichnet.

Nach zwei weiteren Schnitten trifft man auf das zweite Nephrostom der rechten Seite, und wieder nach drei Schnitten auf das zweite linkerseits.

Wenige Schnitte vorher sind die bereits erwähnten, und auf Fig. 1a mit Co^2 bezeichneten blindsackartigen, dorsalen Coelom-Abschnitte mit dem grösseren, ventralen Peritonealraum zusammengeflossen. Die Fig. 7 erleichtert die Feststellung der topographischen Verhältnisse. Man sieht die beiden resp. drei Coelomabtheilungen lateral von der Lungenanlage (Lg) mit einander confluiren. Nach aussen zu liegen die Ductus Cuvieri (DC), welche sich zum Herz (Hz) hinabbiegen. Lateralwärts knospt die Vorderextremität (VE) hervor. Ueber alle genauere Details verweise ich auf die Figuren-Erklärung, nur darauf will ich hier noch aufmerksam machen, dass das Excretionsorgan, breitwurzelig mit der dorsalen Körperwand verbunden, in die enge Bucht zu liegen kommt, welche medianwärts vom Darm — (Oesophagus) —, den Lungen, dem Me-

senterium, ventral vom dorsalen Lungenrand und lateral von den Cardinalvenen resp. den Ductus Cuvieri begrenzt wird.

Eine kleine Einbuchtung am ventralen Umfang des Excretionsorganes der linken Seite bezeichnet die Lage des zweiten Nierentrichters.

Fig. 8 zeigt die linke Seite desselben Präparates bei stärkerer Vergrösserung und auch Fig. 16, welche einen Peritonealtrichter aus einem etwas älteren Embryonalstadium darstellt, möge man für die jetzt folgende Schilderung gleich zum Vergleich herbeiziehen.

Die von ihrer Umgebung nur durch einen niederen Lippensaum abgegrenzte Mündung des Trichters schaut ziemlich genau ventralwärts, ist weit geöffnet und von Flimmerhaaren umgeben. Dieselben ziehen sich auch noch eine Strecke weit in das Canallumen hinein und es erscheint, nach dem früher Mitgetheilten, nicht unwahrscheinlich, dass die Verbreitung des Wimperbesatzes auch innerhalb der übrigen Canäle des Excretionsorganes eine sehr grosse ist. Die Conservirungsmethode mag hier Herrn Rosset zuweilen im Stich gelassen haben.

Jede Zelle scheint nur einziges, aber allerdings sehr kräftiges Wimperhaar zu besitzen. Die am Trichtermund sitzenden Haare schauen coelomwärts, die mehr in der Tiefe des Trichterhalses befindlichen dagegen legen sich mit ihren Spitzen fischreusenartig zusammen (vgl. auch die entsprechenden Verhältnisse bei der Schildkröte Fig. 28), und sind gegen den Drüsencanal hinein gerichtet, auf diese Weise die Richtung des Excretstromes, beziehungsweise der Serosa-Flüssigkeit des Bauchraumes, andeutend, ein Punkt, auf den ich später noch zurückkomme.

Wie Fig. 8, 13 und 16 zeigt, geschieht der Epithelwechsel am Trichtermund ziemlich rasch; die plötzlich hoch werdenden Zellen heben sich von den umgebenden Peritonealzellen scharf ab, sind aber selbstverständlich mit ihnen in morphologischer Beziehung identisch. Handelt es sich doch eben hier um die Stelle [1]), von welcher aus das dem Coelomepithel, beziehungsweise dem Coelomraum entwachsende Excretionsorgan von Stelle zu Stelle seine unmittelbare Entstehung nimmt.

Von grossem Interesse ist der plötzliche Tinctionswechsel

1) D. h. die ursprüngliche Verbindung zwischen Somitenhöhle und Coelom.

jenes Trichterabschnittes, wo es sich um den Uebergang in das eigentliche Drüsenepithel handelt; mit einem Schlage hört hier die Carminfärbung auf, um dem lichtgelben Pikrinton Platz zu machen. Letzterer beherrscht aber nur den Leib der Drüsenzellen, während die Kerne carminophil bleiben (vgl. Fig. 8, 11, 12, 13, 16, 27, 32). Ganz demselben Verhalten begegnen wir bei allen Trichtern, mag es sich dabei um solche handeln, welche frei ins Coelom münden, oder um solche, welche wir später als Trichter zweiter und dritter Ordnung kennen lernen werden [1]).

Wenden wir uns jetzt wieder der rechten Seite zu, so folgt bald auf den zweiten Trichter der dritte, welcher sich genau wie jener verhält; der vierte aber kehrt seine Mündung schon etwas mehr medianwärts, der fünfte aber liegt wieder rein ventral, der sechste schaut ganz nach der medialen Seite, und dasselbe gilt auch für den achten, während der siebente ventral mündet.

Um einen Begriff zu geben von der soeben geschilderten, allmählich sich anbahnenden Lageverschiebung der Nephrostomata, verweise ich auf die Fig. 10, welche den letzten, frei ins Coelom schauenden, also den achten, Trichter der rechten Seite darstellt.

An seiner Mündung erkennt man durch den verschiedenen Ton der Schattirung den Uebergang des Coelomepithels in die Drüsenzellen und über die mit Wimpern besetzte Oeffnung (Nph) hängt der zerklüftete Glomus (Gl) herab. Bei * findet der Umschlag des Peritoneums auf das Mesenterium (Ms) statt, und bei * *, unterhalb welcher Stelle bereits die Anlage des Ostium tubae (LpM) erscheint, gilt dasselbe für die Somatopleura.

Vom achten Nephrostom der rechten Seite weiter caudalwärts vordringend trifft man auf äusserst wichtige Unterschiede von den bisherigen Verhältnissen, und dies gilt sowohl für die Nephrostomen, als auch für den Glomus und das gesammte Excretionsorgan, insofern dasselbe, in Folge reichlicher Entwicklung seiner Drüsenschläuche, jetzt an Ausdehnung beträchtlich gewinnt und immer weiter in die Leibeshöhle hereinrückt. Dies gilt namentlich von der Gegend an, wo es nicht mehr zwischen Lunge, Me-

1) Um nun noch einmal auf den auf Fig. 8 abgebildeten Trichter zurückzukommen, so habe ich zur weiteren Erklärung hinzuzufügen, dass man den Trichtergrund deswegen nicht in offener Verbindung mit einem Drüsenschlauch sieht, weil nicht das Lumen, sondern die Wandung eines solchen in die Schnittebene gefallen ist (Fig. 8, Wd).

senterium und Körperwand (vgl. Fig. 7 und 10 mit Fig. 21) sozusagen eingeklemmt, sondern wo es schon durch rein äusserliche Bedingungen entfaltungsfähiger geworden ist.

Diese mechanischen Einflüsse scheinen mir durch die ganze Vertebratenreihe für die formelle, wie für die quantitative Ausdehnung des Excretionsorganes von Bedeutung zu sein; und dies gilt nicht etwa nur für die embryonale Zeit, sondern z. Th. wenigstens auch noch für die Verhältnisse des erwachsenen Thieres. So ist bei Urodelen, also bei Thieren von verhältnissmässig schlankem Körperbau, die starke Entwicklung von Magen, Lunge und Leber sicherlich nicht ohne Bedeutung für die formelle Differenz und die gesetzmässigen Lagebeziehungen zwischen „Geschlechts"- und „Beckenniere".

Doch ich sehe vorderhand von weiteren Folgerungen ab und bespreche die den Glomus und die Peritonealtrichter von der oben bezeichneten Stelle an betreffenden Veränderungnn erst, nachdem ich auch die linke Seite des in Frage stehenden Crocodilembryos noch einer genaueren Betrachtung unterzogen haben werde.

Schon oben habe ich hier des zweiten, frei in die Bauchhöhle mündenden Trichters Erwähnung gethan. Ganz gleich verhält sich auch noch der dritte. Der vierte (Fig. 12, Nph) dagegen schaut bereits rein medianwärts, öffnet sich in das zerklüftete Gewebe des Glomus (Gl) hinein, und durch dessen Spalträume hindurch (indirect) in das Coelom, d. h. in den engen Spaltraum hinein, welcher sich von demselben zwischen dem Mesenterium (Ms) und dem medialen Glomusrand heraufzieht. Ganz ähnlich verhält sich auch der fünfte, dessen Mündung aber nur theilweise vom Glomus bedeckt wird. Von Interesse ist dabei der Umstand, dass auf demselben Schnitt und auf derselben Körperseite auch noch ein wohlausgeprägter, ventral sich öffnender Trichter vorhanden ist. Der nächst hintere Trichter mündet ebenfalls noch frei ins Coelom, schaut aber medianwärts, ganz ähnlich wie dies auf Fig. 10 für die rechte Seite dargestellt ist. Alle folgenden sechs Nephrostomen stehen nur noch indirect mit der Leibeshöhle in Verbindung. Dabei handelt es sich offenbar um keine ursprünglichen, sondern um später erworbene Verhältnisse, und deshalb will ich diese Nephrostomen im Gegensatz zu den direct mündenden, welche

ich als Trichter erster Ordnung bezeichne, mit dem Namen der Trichter zweiter Ordnung belegen. Von den letzteren vermochte ich auf der rechten Seite acht nachzuweisen, und da kopfwärts davon bekanntlich noch acht primäre existiren, so beläuft sich hier die Gesammtzahl der Nephrostomen auf **16**, während links im Ganzen nur **13** vorhanden sind.

Wie weit sich das System der Nephrostomen zweiter Ordnung noch caudalwärts fortsetzt, vermochte ich, da mir ein Theil der Schnitte durch einen unglücklichen Zufall verloren gieng, nicht sicher zu constatiren. Viele können es aber, wie mir die Durchmusterung vollständiger Schnittserien durch einen nur wenig älteren Embryo beweist, nicht gewesen sein.

Ich wende mich nun zur genaueren Schilderung eben jener Gebilde, die ich als Trichter zweiter Ordnung bezeichne, und bespreche dabei zugleich die wichtigen Veränderungen, welche sich am Glomus abspielen.

Wie man sich erinnern wird, stellen die am weitesten kopfwärts liegenden Trichter (Fig. 1α,β,γ) nur ganz einfache röhren- oder schlitzartige Bildungen dar, welche in lateraler und zugleich dorsaler Richtung vom Peritonealraum aus in die Somatopleura hineinführen, wo sie sich mit nur sehr spärlich entwickelten Drüsenschläuchen verbinden. Dorsal- und etwas medianwärts, durch eine tiefe Furche von ihnen getrennt, liegt der, eine einfache Ansammlung von Randzellen darstellende, also offenbar noch auf niederer Entwicklungsstufe stehende Glomus. Weiter caudalwärts kommt dann mit dem allmählichen Hereinrücken des gesammten Excretionsorganes in die Leibeshöhle der Trichtermund an die ventrale Seite desselben zu liegen. Dies bedeutet aber noch keine physiologische Verschiedenheit, insofern nach wie vor die vom Glomus ausgeschiedenen Stoffe der regressiven Metamorphose sich der serösen Flüssigkeit des Coeloms beimischen, worauf beide zusammen in das betreffende Nephrostom eingewimpert und durch das Drüsencanalsystem hindurch dem Vornierengang zugeführt werden. Ein Fortschritt ist also hiermit noch nicht angebahnt, wohl aber kann man von der Stelle an von einem solchen sprechen, wo die Nephrostomen ihre ursprünglich laterale resp. ventrale Lage allmählich aufgeben und nähere Beziehungen zu dem Glomus zu gewinnen suchen. Da nun letzterer medianwärts liegt, während auf der lateralen Seite das souveräne Mül-

ler'sche Feld für die Anlage des Eileiters reservirt bleibt, müssen die Nephrostomen von der ventralen Seite ab- und nach der medialen Seite des Excretionsorganes herüberrücken. Schon Fig. 8 zeigt, wenn ich mich so ausdrücken darf, den ersten Versuch dazu und in Fig. 10 liegt die Trichtermündung so günstig, dass sie das Glomusexcret aus allernächster Quelle empfängt. Denkt man sich nun auf der letztgenannten Figur die Lippe (Li) des Trichtermundes mit dem untersten Glomusrand (Sz) verbunden, so liegt auf der Hand, dass damit für das Organ ein grosser physiologischer Fortschritt erreicht wäre, weil es sich jetzt vom Coelom z. Th. emanzipiren würde und ein Theil des Glomusexcretes direct in dasselbe abgeführt werden könnte. Ich sage ausdrücklich nur „ein Theil", weil ja durch jene (vorausgesetzte) Verbindung zwischen Nephrostom und Glomus dem letzteren die Fähigkeit, an seiner ganzen medialen, dem Mesenterium zuschauenden Fläche nach wie vor sein Excret in die Leibeshöhle abzugeben, nicht entzogen wäre. Ob jene oben erwähnte Verbindung überhaupt in der Embryogenese einmal eintritt, weiss ich nicht, sicher ist aber, dass physiologisch ganz derselbe Zweck dadurch erreicht wird, dass die Trichter erster Ordnung — den Glomus quasi aufsuchend — so, wie die Fig. 12 dies zeigt, zu liegen kommen. Dies ist eine wichtige, physiologisch aber allerdings noch unvollkommene Uebergangsstufe zu jenen Gebilden, die ich als Trichter zweiter Ordnung bezeichne. Hier ist das Peritoneum (Fig. 13 zeigt die weitere Anbahnung dieses Verhältnisses) am Glomus, d. h. zwischen ihm und dem Mesenterium heraufgewachsen (Fig. 11, 27) und hat ersteren nach der medialen Seite zu vom Coelom geradezu abgekapselt. Derselbe hängt nun, immer noch mehr oder weniger stark gelappt, ja oft noch ganz so wie weiter vorne, in Form einer zerfetzten und zerrissenen Masse, von der Gegend der Radix Mesenterii aus, in den weiten, von jetzt an so günstig als möglich, d. h. rein dorsalwärts gerichteten und wie ein Becher den Harn auffangenden Trichterraum herunter[1]).

---

1) Auch in den ferneren Strukturverhältnissen des Glomus tritt keine Aenderung ein und es gilt alles das, was ich oben schon darüber mitgetheilt habe, auch jetzt noch wörtlich. Nur in einem Punkt besteht ein Unterschied, nämlich in der Anwesenheit zahlreicher, auch ausserhalb der Capillarschlingen liegender rother Blutzellen, wie sie sich übrigens auch an den verschiedensten Stellen im Coelom finden.

Da der Glomus aber selbstverständlich nach wie vor, d. h. wie im Gebiet der Nephrostomen erster Ordnung, für sich selbst auch noch ins Coelomepithel eingestülpt ist, so wird er auch noch seinen eigenen epithelialen Ueberzug beibehalten und so gewissermassen eine doppelte peritoneale Hülle haben. Wenn nun aber auch der Glomus eines solchen Trichters zweiter Ordnung lateral- und medianwärts eine gute Abgrenzung oder Abkapselung erfährt, so darf man dabei doch nicht ausser Acht lassen, dass der gemeinsame Trichterraum (Fig. 11, Vz, Vz) nach vorne, in der Richtung gegen den Kopf zu, mit dem Coelom immer noch in offener Verbindung steht, weil ja, wie ich dies schon öfters zu betonen Gelegenheit hatte, der reichlich von der Aorta aus versorgte (Fig. 12, †) Glomus in dem betr. Entwicklungsstadium ein zusammenhängendes, in der Form und Grössenentwicklung von Stelle zu Stelle wohl schwankendes, aber nirgends durch Querscheidewände unterbrochenes Organ darstellt. Es wird also in den Trichtern zweiter Ordnung, wenn auch, entgegengesetzt den früheren Verhältnissen, nur in sehr beschränkter Weise, ausser dem Glomus-Excret, auch noch Serum aus der Bauchhöhle passiren können.

Es ist dies ein sehr lehrreiches Beispiel dafür, wie zäh die im Organismus einmal bestehenden Verhältnisse festgehalten werden und wie ausserordentlich langsam dieselben ins Schwanken gerathen, um neuen, wenn auch vortheilhaften Einwirkungen Platz zu machen.

Weiter caudalwärts nun ändern sich die Verhältnisse ganz allmählich. Der immer noch einheitliche Glomus bewahrt allerdings eine Zeit lang noch seine frühere Lage auf der medialen Seite des Excretionsorganes, und dies gilt auch für den dorsalwärts schauenden Trichtermund. Nach einer gewissen Strecke aber erscheinen einzelne Theile des Glomus von der Hauptmasse wie abgesprengt und noch etwas weiter caudalwärts sieht man aufs Deutlichste, wie durch das Einwachsen von Scheidewänden aus dem grossen Glomus viele einzelne **Glomeruli** geworden sind, welche anfangs die Lage an der medialen Seite des Excretionsorganes strenge beibehalten und hier in mehreren Schichten regelmässig übereinander liegen (vgl. hierfür die auf Chelone midas sich beziehende Fig. 30, Gli) (vgl. auch S. 418).

Wie die Fig. 20, welche ich nach einem noch weiter nach hinten liegenden Schnitt angefertigt habe, zeigt, werden die Glomeruli und der sie umgebende peritoneale Hohlraum in der

betreffenden Körperregion medianwärts von der Geschlechtsleiste (GL) überlagert und dadurch noch mehr vom Haupt-Coelom abgedrängt.

Auf derselben Figur sieht man auch, zu einem wie gewaltigen, weit in die Bauchhöhle hereinhängenden Organ die Excretionsdrüse nun entwickelt ist.

Um aber einen vollkommen klaren Einblick in das Ganze zu bekommen, muss man Flächenschnitte anfertigen, welche vom Rücken aus ventralwärts vordringen. Da nun die Embryonen [1]) stark gekrümmt sind, werden die Schnitte zuerst nur die Rückenwölbung tangiren und auch weiter nach der Tiefe zu nie das ganze Excretionsorgan in seiner vollen Ausdehnung von vorne nach hinten treffen können. Gleichwohl aber vermag man durch Combination der einzelnen Bilder eine sehr gute Vorstellung davon zu gewinnen. Im Bereich der Aortenwurzeln (Fig. 17, Ao) ragt das gegen das Mesenterium (Ms) schauende Vorderende des Glomus (Gl) fingerartig gelappt frei ins Coelom herein und man sieht auf der rechten Seite die Oeffnung eines Trichters. Ein ganz ähnliches Bild erhält man auch weiter nach hinten zu auf Schnitten (Fig. 18), welche das vorderste Ende des Glomus nicht mehr treffen. Auf Fig. 19 verschwindet rechterseits eben das hinterste freie Glomusende und man sieht, wie der Glomus auf der linken Seite durch das Coelomepithel von der Peritonealhöhle abgedrängt und bereits in einzelne, immer noch recht ansehnliche Stücke (Gl^1) zersprengt wird. Diese bilden die Uebergänge zu den eigentlichen Glomeruli, welche bei Gli dargestellt sind [2]). Auf Fig. 17 werden letztere von der Geschlechtsleiste GL überlagert.

Zwischen rechts und links besteht keine genaue Symmetrie, im Prinzip ist aber Alles dasselbe, so dass die in den letzten Zeilen gegebene Darstellung der allmählichen Anbahnung der Glomeruli für beide Körperseiten in gleicher Weise gelten kann.

Gegen die Beckenregion zu hört die regelmässige Lage der Glomeruli an der medialen Seite allmählich auf und man trifft dieselben nun in sehr grosser Zahl an den allerverschiedensten Stellen der embryonalen Harndrüse. Dasselbe gilt dann selbst-

---

1) Die Embryonen hatten ein Längenmaass von circa 20 mm. Das Skelet war bereits in voller Verknorpelung begriffen.

2) Sie entsprechen wohl den „Uebergangsknäueln" von Mihalkovics.

verständlich auch für die zugehörigen Nephrostomen, beziehungsweise Bowman'schen Kapseln. Gleichwohl aber betrachte ich dieselben, wie ich dies in meiner vorläufigen Mittheilung bereits ausdrücklich betont habe, als morphologisch gleichwerthig mit dem Glomus, resp. den Nephrostomen I. und II. Ordnung. Ich nenne sie deshalb Nephrostomen dritter Ordnung.

Nicht nur in histologischer, sondern auch in mikrochemischer Beziehung (vgl. meine Bemerkung über die Färbung der Nephrostomen und des Drüsengewebes S. 428) herrscht die grösste Uebereinstimmung, sondern ich vermochte auch in den an die Bowman'sche Kapsel angeschlossenen Drüsenschlauch deutliche Wimperhaare nachzuweisen. Alles dies stimmt auch genau mit dem Verhalten der Schildkröte (Fig. 31, Gli). Die Malpighi'schen Körperchen I., II. und III. Ordnung sind also identisch.

Mit der Abnahme der Körperhöhle verkleinert resp. verjüngt sich auch das Excretionsorgan caudalwärts immer mehr, bis es schliesslich nur noch aus wenigen Drüsenschläuchen besteht (Fig. 21—24). Der Ausführungsgang erscheint dicht an das Coelomepithel gerückt (Fig. 22), so dass sich die beiden Epithelarten streckenweise vollständig berühren, ja dass das Coelomepithel sogar an manchen Stellen eine starke Abplattung erfährt.

Da und dort ist das Drüsenepithel von den Peritonealzellen nicht abzugrenzen; beide stellen eine zusammenhängende, zapfenartig in das mesodermale Gewebe einragende Masse dar (Fig. 22, bei †). Dieses Verhalten fand ich aber nur bei den allerjüngsten Embryonen von 10 mm Länge und dies bestärkt mich in der Ansicht, dass es sich dabei um die Entstehung der am meisten caudalwärts liegenden Drüsencanälchen handelt. Von der Aorta (Ao) aus sprosst ein starkes Gefäss (Gf) — offenbar die erste Anlage eines Glomerulus — in das betreffende, dichtzellige Gewebe herein [1]).

Von einer Verbindung der Drüsenanlage mit den Somitenhöhlen, welch letztere an vielen Stellen noch sichtbar sind, vermochte ich bei den betreffenden Embryonalstadien (10 mm) nichts mehr nachzuweisen. Andrerseits war von der Anlage der Ureteren, der Nebennieren und Geschlechtsleisten noch keine Spur

1) Da dasselbe auf eine Proliferation des Coelomepithels zurückzuführen ist, so liegt auch bei dem späteren Einstülpungsprocess des Gefässknäuels das Zustandekommen der Bowman'schen Kapsel, als eines Derivates des Coelomepithels, klar zu Tage.

zu entdecken. Für die Entwicklung der letzteren existirt überhaupt noch gar keine Möglichkeit, da die Drüsenschläuche zum grössten Theil noch hoch dorsalwärts neben der Aorta tief im Mesoblastgewebe vergraben liegen. Erst später, wenn sie sich herabzusenken und das dorsale Coelomepithel auszusacken beginnen, entsteht medianwärts die Proliferationszone für das Keimepithel (vgl. Fig. 20, GL).

In Fig. 21, 23 und 24 sieht man, wie sich der Ausführungsgang der Harndrüse in seinem hinteren, nahe der Cloake liegenden Abschnitt stark erweitert, und in Fig. 25 erfolgt der Durchbruch in dieselbe. Letzterer ist auch bei den jüngsten mir zu Gebot stehenden Embryonen bereits vollendet.

Ehe ich mich nun zur Betrachtung des embryonalen Harnorganes der Chelonier wende, möchte ich noch einige Bemerkungen über die Befunde an älteren Crocodil-Embryonen hinzufügen.

Bei Thieren von 19 mm Länge, bei welchen die Verknorpelung der Wirbelsäule und Rippen schon ziemlich weit fortgeschritten ist, trifft man die ersten deutlichen Spuren einer beginnenden Verödung des vordersten Glomusabschnittes und der dazu gehörigen Drüsencanälchen.

Erst vom 32. Schnitt an, vom vordersten Beginn des Coeloms an gerechnet, stösst man auf eine von der dorsalen Seite hervorragende Leiste; dieselbe nimmt caudalwärts allmählich an Höhe zu (Fig. 14, 15, Ls) und besteht in ihrem Innern aus dicht zusammenliegenden, rundlichen Zellen, während sie auf ihrer freien Fläche einen Ueberzug von cubisch geformten Peritonealzellen besitzt. Offenbar handelt es sich an der betreffenden Stelle um eine Wucherungszone des mesodermalen Gewebes gegen das Coelom herein. Stets liegt in der Nähe ein kräftiges Blutgefäss (Gf); auch freie Blutzellen finden sich im Coelom. Sieben Schnitte caudalwärts, vom ersten Beginne der Leiste an gerechnet, liegen neben derselben die ersten Glomustheile frei im Bauchraum, und nach 10 weiteren Schnitten sieht man auch schon die ersten Drüsenschläuche, welche in den immer noch vollkommen frei liegenden Glomus eingepackt sind. Einstweilen ist die Leiste sehr niedrig geworden, allein die dorsal von ihr erfolgende Zellwucherung im mesodermalen Gewebe hat an Stärke zugenommen und geht drei Schnitte weiter nach hinten in die Wurzel des jetzt von der Coelomwand entspringenden Glomus direct über.

Ich betrachte die Leiste als die Etappenstrasse, welche der Glomus in seiner Rückbildung verfolgt und darin werde ich auch durch etwas ältere Embryonalstadien (25 mm), wo die Leiste kaum noch in schwachen Spuren auftritt, bestärkt. Der Glomus ist hier schon viel geringer entwickelt und hängt wie eine Fahne schlapp ins Coelom herein. Im Ganzen vermag ich in diesem Stadium auf der einen Seite noch drei, auf der anderen noch zwei Nephrostomen I. Ordnung, welche noch sehr gut entwickelt sind, nachzuweisen; weiter nach rückwärts liegen vier, beziehungsweise fünf secundäre Nephrostomen. Das ganze Drüsenorgan ist jetzt viel blutreicher geworden und man sieht die Blutzellen massenhaft in den weiten von Endothelien ausgekleideten Räumen, welche sich allerorts zwischen den Drüsenschläuchen hinziehen, und dieselben auf's Engste umstricken. Dies gilt z. Th. auch schon für die jüngeren und jüngsten Embryonalstadien und ebenso für Chelone (Fig. 10, 11, 20, 27, 29, 30, 31).

Bei 42 mm langen Embryonen erscheint der Glomus und der betreffende Drüsenabschnitt noch mehr reduzirt und zugleich noch weiter caudalwärts verschoben; auf der rechten Seite waren noch zwei, auf der linken noch ein Trichter I. Ordnung nachzuweisen; Nephrostomen II. Ordnung waren jederseits nur noch zwei vorhanden. Aehnliche Verhältnisse traf ich bei 45 mm langen Thieren, allein hier waren die Trichter I. Ordnung ganz verschwunden und von den secundären existirte nur noch einer und zwar auf der linken Seite.

Bei Embryonen von 65 und 70 mm ist der Glomus, welcher jetzt bis in das Niveau des Ostium tubae nach hinten verschoben ist, zu einer formlosen Masse zusammengeschrumpft. Die umliegenden Drüsenschläuche haben ihr Lumen verloren, sehen wie zersprengt aus und erscheinen braun pigmentirt. Alles macht einen äusserst rudimentären Eindruck. Weiter nach rückwärts erscheinen wieder Canallumina in den Drüsenmassen, die Zellen werden wieder höher, praller, saftreicher.

In keinem der mir zur Verfügung stehenden Embryonalstadien bestehen zwischen dem embryonalen Harnorgan resp. den Nephrostomata und den Körpersegmenten regelmässige Lagebeziehungen. Eine sicherlich in noch früherer Foetalzeit bestehende metamere Anordnung der Nephrostomata ist also nicht mehr nachzuweisen. Der Glomus erstreckt sich von seinem Vorderende bis

zu der Stelle, wo er in Glomeruli zerfällt, über 4—5 Spinal-Segmente hinweg.

II. Die Vorniere und Urniere von Chelonia midas.

Nachdem ich beim Krokodil in der Schilderung aller wesentlicher Punkte sehr ausführlich gewesen bin, kann ich mich bei der Schildkröte, wo sich Alles principiell ebenso verhält, viel kürzer fassen.

Die jüngsten Embryonalstadien, worüber ich verfügen konnte, hatten eine Länge von 13 mm[1]).

Im Gegensatz zu den jüngsten Krokodilembryonen trifft man hier das vorderste Ende der Harndrüse nicht erst, nachdem das Coelom bereits auf den Querschnitten erschienen ist, sondern vier Schnitte vorher schon liegen einige spärliche Drüsencanälchen im mesodermalen Bindegewebe dicht neben der Aortenwurzel. Dieselben confluiren kopfwärts in einen Canal und dieser endigt blind im umgebenden Bildungsgewebe. Gleich beim ersten Anschneiden des auch hier nach vorne in einen spitzen Blindsack auslaufenden Coeloms hängt auch, fast das ganze Lumen desselben erfüllend, von der dorsalen Wand der stattliche Glomus herab.

Durch dreissig Schnitte hierdurch, von ihrem ersten Auftreten neben der Aorta an gerechnet, bleiben die Drüsenschläuche im dichtzelligen mesodermalen Gewebe der Körperwand vergraben, wobei der Glomus ventralwärts wie ein Pfropf vorgelagert erscheint.

Die Drüsen[2]) besitzen einen ganz rudimentären Charakter; manche davon verlieren ihr Lumen, zeigen sich von den andern abgeschnürt und endigen blind; ein Hauptcanal zieht aber gleichwohl continuirlich weiter nach hinten, so dass also hier im Gegensatz zu Crocodil-Embryonen keine gänzliche Unterbrechung stattfindet.

---

1) Das Oesophaguslumen war durch einen Zellpfropf, in welchem zahlreiche vacuolenartige Hohlräume lagen, verstopft und demselben Verhalten begegnete ich auch beim Crocodil. Auch das Mastdarmlumen war auf ähnliche Weise verlegt.

2) Die Drüsencanälchen liegen in Hohlräumen, welche von einem Endothel ausgekleidet und die wohl als Abschnürungen des Coeloms zu deuten sind. Blutzellen darin habe ich nicht gefunden.

Vom 16. Schnitt an zeigen sich die Schläuche stark vermehrt, winden sich stärker, ragen aber erst vom 31. Schnitt an in das Coelom, resp. in den allmählich an ihre mediale Seite rückenden Glomus herein.

Auf jeder Seite liegt nur ein einziges primäres Nephrostom und bei einem 21 mm langen Embryo sind auch hiervon kaum noch Spuren (solide, mit dem Peritoneum in Verbindung stehende epitheliale Zapfen) zu entdecken. Weiter caudalwärts folgen dann 4—5 Paare wohl ausgeprägter Nephrostomen II. Ordnung, welche bis ins einzelnste Detail mit denjenigen des Crocodils übereinstimmen (Fig. 27, Nph, Gl. Man beachte die characteristische Tinction des Präparates, den Epithelübergang am Drüsenhals etc.)

Wie ausserordentlich ungleich die allmähliche Reduction der Nephrostomen bei den einzelnen Thieren vor sich geht, mag die Schilderung eines Befundes beweisen, den ich an einem wunderbar schön erhaltenen, 25 mm langen Embryo gemacht habe.

Hier trifft der 12. Querschnitt nach dem Beginn der Drüse auf das vordere Coelom-Ende und sofort erscheint auch hier wieder dorsalwärts der Glomus, an welchen auch gleich die nächsten Drüsenschläuche enge herantreten. Sieben Schnitte nach dem ersten Auftreten des Glomus tritt bereits die erste ventrolateralwärts gerichtete Trichteröffnung I. Ordnung der linken, fünf Schnitte weiter die der rechten Seite auf. Das dieselbe begrenzende Wimperepithel setzt sich auch noch ziemlich weit auf das umgebende Coelomepithel fort und zieht sich tief in den Trichterhals hinein. Auch hier entfällt auf jede Zelle nur ein einziges kräftiges Haar, so dass man einen ganz andern Anblick gewinnt als bei den Nephrostomen der Vorniere der Urodelen, wo stets der ganze freie Zellrand sehr dicht und ausserordentlich fein behaart erscheint (Fig. 28).

Fünf Schnitte weiter folgt der zweite Trichter I. Ordnung der linken Seite und so geht dies in ganz ähnlicher Weise caudalwärts fort, bis jederseits im Ganzen v i e r Trichter I. Ordnung[1]) erschienen sind. An diese schliessen sich mindestens 12

---

1) Das Erscheinen eines neuen Trichters kündigt sich immer einige Schnitte vorher durch das Auftreten des Wimperepithels an.

bis 13 Paare von meist dorsal- und medianwärts gerichteten[1]) Trichtern II. Ordnung, welche ebenfalls bis tief in das Drüsenlumen hinein bewimpert sind (Fig. 27, 28).

Ueber die verschiedene Richtung der Flimmerhaare vergleiche man die Verhältnisse des Krokodils (S. 427).

Die Trichtermündungen klaffen sehr weit und umspannen den grossen Glomus meistens so enge, als wollten sie, ihn in die Tiefe ziehend, anschlucken. Auf diese Weise ist für eine gesicherte Abfuhr des Glomusexcretes in vortrefflichster Weise gesorgt.

In demselben Schnitt, in welchem linkerseits der achte Trichter II. Ordnung getroffen ist, erscheint auf der rechten Seite bereits der erste richtige Glomerulus von der grossen Masse des Glomus durch einspringende fibröse Bälkchen abgespalten.

Wenige Schnitte weiter caudalwärts ist der Glomus wieder einheitlich und so bleibt er auch, zu verschiedenen Nephrostomen II. Ordnung in Beziehung tretend, durch 17 Schnitte hindurch, dann aber geschieht seine Zersprengung in Glomeruli ganz rasch und damit ist auch das Gebiet der Nephrostomen III. Ordnung erreicht. Von jetzt an stimmt Alles mit dem Crocodil wieder vollkommen überein, und ich habe schon bei der Besprechung des letzteren auf die Fig. 30, Gli verwiesen. Hier wie dort bildet der mediale Rand des Excretionsorgans die Hauptstelle für die Ausbreitung der Glomeruli, doch treten sie auch an anderen Punkten desselben auf.

Fig. 31 stellt einen solchen Trichter III. Ordnung von Chelone midas bei starker Vergrösserung dar. Man sieht in seinem Hals die langen Wimperhaare (††) und kann den allmählichen Uebergang des Drüsenepithels in das der Bowman'schen Kapsel bei †* bequem verfolgen; bei Um schlägt es sich auf den Glomerulus (Gli), in dem die hellen Blutzellen lebhaft hervortreten, hinüber. Aussen von der Bowman'schen Kapsel, zwischen den Drüsenschläuchen sich hindurchziehend, erscheint das früher schon erwähnte Netzwerk von Endothelien, welche weite Bluträume umschliessen.

Interessant ist ein in Fig. 29 abgebildetes, in drei Lappen zerfallendes Stück des Glomus (Gl); dasselbe schaut gegen die Aorta (Ao) zu, und ventral davon, dicht auf dem Coelomepithel (CoEp)

1) Einer davon schaute rein ventralwärts, wie wenn er umgestürzt worden wäre.

aufliegend, ist der oben erwähnte, sehr frühzeitig schon sich abspaltende Glomerulus (Gli) der rechten Seite dargestellt.

Bis jetzt habe ich den Namen Vorniere und Urniere absichtlich vermieden und nur von dem „embryonalen Excretionsorgan“ oder von der „embryonalen Harndrüse“ gesprochen.

Der Grund dafür liegt darin, dass es, wie ich glaube, einfach unmöglich ist, beide scharf von einander abzugrenzen und deshalb habe ich eine einheitliche Darstellung vorgezogen. Es ergeht mir hiermit also nicht besser, als Hoffmann, wie ich dies S. 420 berichtet habe.

Dass übrigens die vordersten, am meisten gegen den Kopf zu gelegenen Drüsencanäle und die zugehörigen Nephrostomen beim Crocodil wie bei der Schildkröte einer Vorniere entsprechen, scheint mir keinem Zweifel unterliegen zu können. Dafür spricht vor Allem ihre Lage, welche sich mit derjenigen der Vorniere der Anamnia vollkommen deckt, dann aber auch der rudimentäre Character jener Drüsenschläuche, welche offenbar schon auf den Aussterbe-Etat gesetzt sind, während die Urniere bereits florirt. Wo aber letztere anfängt, wage ich nicht zu bestimmen und ich bin zweifelhaft darüber geworden, ob sich meine frühere (l. c.) ausgesprochene Meinung, dass sich die Vorniere über 4 oder 5 Segmente hinwegerstreckt, aufrecht erhalten lässt. Maassgebend war für mich damals die Ausdehnung des Glomus, der doch bis dahin nach Allem, was hierüber von Selachiern und Amphibien bekannt war, als specifischer Appendix der Vorniere aufgefasst wurde. Und dass der von mir im vordersten Bereich des embryonalen Excretions-Apparates bei Crocodilen und Schildkröten aufgefundene Gefässknäuel als ein dem Glomus der Anamnia homologes Gebilde betrachtet werden muss, wird man kaum in Abrede ziehen wollen.

Offenbar handelt es sich bei dem oben schon erwähnten, von Mihalcovics in Fig. 18 und 19 seiner II. Tafel abgebildeten Organ, um ganz dasselbe Organ und Mihalcovics selbst hat dasselbe als „freien Gefässknäuel der Vorniere“ bezeichnet.

Dasselbe gilt für das von Balfour und Sedgwick (l. c.) auf Tafel II unter E und F ihrer Arbeit dargestellte und mit gl bezeichnete Gebilde vom Hühnchen.

In dem Capitel, welches die Ueberschrift trägt: „The Glomerulus of the Head-Kidney“ stimmt auch die Darstellung vollkommen mit der meinigen überein.

Wie schon erwähnt, hat Balfour seine Ansicht hierüber, auf Grund einer Notiz von Sedgwick, später wieder geändert und den „Glomerulus der Vorniere“ als keine Bildung sui generis, sondern einfach unter einem gemeinsamen Gesichtspunkt mit den Malpighi'schen Körpern der Urniere aufgefasst. Ich glaube nicht, dass die beiden englischen Forscher zu dieser Sinnesänderung gekommen wären, wenn sie die von mir bei den Krokodilen und Schildkröten beschriebenen Verhältnisse gekannt hätten. Jedenfalls passt der von Sedgwick auf pag. 108 seines Nachtrags ausgesprochene Satz[1]): „I may here state, that it (sc. the glomerulus of the Head-Kidney) is not a continuous structure, but consists of a series of external glomeruli, each of which corresponds and is continuous with the glomeruli of the Malpighian bodies found in this part of the trunk“ keineswegs auf die Entwicklungsstadien der von mir beschriebenen Reptilien-Embryonen.

Für Letztere passen auch ebenso wenig die Worte: „The external glomerulus, then, in the chick, which has hitherto been known as the glomerulus of the Head-Kidney, is nothing more than a series of glomeruli of primary Malpighian bodies projecting trough the wide openings of the segmental tubes in the body cavity“.

Ich selbst besitze über die betreffenden Verhältnisse bei Vögeln keine eigenen Erfahrungen und kann also nicht beurtheilen, inwiefern die Sedgwick'sche Darstellung der Wirklichkeit entspricht. Jedenfalls aber muss ich daran festhalten, dass die Sache bei Crocodilen und Schildkröten wesentlich anders liegt, und dass gerade der Hauptdifferenzpunkt zwischen jenem von mir als Glomus aufgefassten Gebilde und den eigentlichen „Glomeruli“ darin besteht, dass ersterer in seinem vordersten Abschnitt ein ganz einheitliches, frei in die Bauchhöhle eingestülptes Organ darstellt, welches zu den in seinem Bereich liegenden Nephrostomen I. Ordnung keine näheren Lagebeziehungen eingeht. Dies bahnt sich, wie ich gezeigt habe, erst

1) Ich habe die für mich wichtigen Punkte dieses Satzes selbst durch gesperrte Schrift hervorgehoben.

durch das Auftreten der Nephrostomen II. Ordnung („Uebergangstrichter“ von Mihalcovics, l. c. S. 62, vgl. auch die Fig. auf Tafel I) an, und erscheint erst bei den Nephrostomen III. Ordnung, wo es zu einer gänzlichen Abschnürung der Malpighi'schen Körperchen vom Coelom kommt, durchgeführt. Der Mutterboden, die Matrix — wenn ich mich so ausdrücken darf — ist also, dies nehme ich selbst auch an, für die erste, zweite und dritte Erscheinungsform des, beziehungsweise der Gefässknäuel des embryonalen Excretions-Organes eine und dieselbe. Stets handelt es sich um Gefässwucherungen von demselben histologischen Bau, welche, aus dem mesodermalen Gewebe in die Peritonealhöhle resp. in das Peritonealepithel vordringend, das Coelomepithel einstülpen und dann mit excretorischen Functionen betraut werden.

Dabei treten Einrichtungen zu Tage, welche darauf hinzielen, das anfänglich in das Coelom ergossene und von diesem aus erst in die Nephrostomata gelangende Excret den letzteren (durch immer engere Verbindungen mit dem Gefässknäuel) auf möglichst sicherem Wege direct zuzuführen.

Meiner Meinung nach ist das grosse embryonale Drüsenorgan der Crocodile und Schildkröten mit Ausnahme des schon bezeichneten vordersten Abschnittes, dessen genaue Abgrenzung caudalwärts erst auf Grund von Studien an jüngeren Embryonen möglich sein wird, als die Urniere zu betrachten, und zu letzterer ist höchst wahrscheinlich auch schon dasjenige Gebiet zu rechnen, in welchem die „secundären“ Nephrostomen liegen.

Ueber die Bedeutung des Ausführungsganges als Vor- resp. Urnierengang können die Meinungen nicht getheilt sein.

B. Die Niere (Metanephros).

Während man in die Grundprincipien der Entstehung der Vor- und Urniere der Vertebraten im Laufe der letzten Jahre einen befriedigenden Einblick gewonnen hat, lässt sich dies von der bleibenden Niere, dem Metanephros, nicht behaupten.

Zwei Ansichten stehen sich hier bekanntlich gegenüber. Nach der einen entwickelt sich dieselbe einzig und allein vom Metanephrosgang (Ureter) aus, nach der anderen aber spielt dabei auch noch das „Metanephrosblastem“ eine wichtige Rolle.

Ich erachte es deshalb für angezeigt, auch diesem Capitel einen kurzen historischen Ueberblick voranzuschicken, um so den jetzigen Stand unserer Kenntnisse etwas näher zu präcisiren.

Nach M. Braun (l. c.) handelt es sich bei der Anlage der bleibenden Niere der Natter um unregelmässige, nach hinten von der Urniere auftretende Sprossen des Coelomepithels, welche später zu einer soliden, cylindrischen Zellmasse („Nierenzellstrang, Nieren- oder Metanephrosblastem") verschmelzen, und sich vom Peritoneum abschnüren. In diese tritt eine blindsackartige Ausstülpung vom hintersten Ende des Wolff'schen Ganges als Harnleiter (Ureter) ein, und dieser entsendet eine Reihe von seitlichen Sprossen: die sammelnden, resp. leitenden Canälchen der Niere, welche sich mit den im Nierenzellstrang selbständig entstehenden secernirenden Canälchen und Malpighischen Körperchen verbinden.

Auf Grund dessen, sagt Braun, hat die Niere der Reptilien mit den Segmentalorganen die Entstehung vom Peritonealepithel gemein, welches bei beiden den secernirenden Theil liefert; auch der ausführende Theil ist bei beiden gleich, nämlich der Wolff'sche Gang, resp. ein von diesem abstammender und in ihn mündender Canal. Wir dürfen daher die Niere der Reptilien als einen hinteren Theil der Segmentalorgane auffassen, der ziemlich selbständig geworden, wohl im Anschluss an die ersteren entsteht, doch durch ein Zeitintervall getrennt ist; dieser verspätet auftretende Theil der Segmentalorgane erhält einen besonderen Ausführungsgang und dies ist das Erste, was von den Metanephros überhaupt zur Anlage kommt.

Dies konnte Hoffmann (l. c.) auch bei Lacerta constatiren, hier aber, wo sich bekanntlich die Niere auch noch nach hinten, über das Becken hinaus, fortsetzt, schickt der Metanephrosgang noch einen caudalwärts gerichteten Seitenspross, einen Sammelgang für jene hintere Nierenportion ab. „Sowohl der nach vorne als nach hinten weiter wachsende Abschnitt des Harnleiters wuchert nun in eine langgestreckte Zellenmasse ein, welche allgemein als Nierenanlage gilt. Die vordere Partie dieses Zellencomplexes liegt zwischen der Aorta, der Vena cardinalis und dem Peritoneum; weiter hinterwärts, wo das Coelom allmählich aufzuhören anfängt, befindet er sich zwischen den Anlagen der beiden Arteriae iliacae und der genannten Vene, und noch mehr caudal-

wärts, wo das Coelom nicht mehr vorhanden ist, zwischen der Arteria sacralis und den miteinander ventralwärts zu einem gemeinschaftlichen Gefäss zusammengeflossenen Venae cardinales. Wie diese Zellenmasse, welche man kurzweg als „Nierenblastem" bezeichnen kann, entsteht, ist äusserst schwierig zu sagen. Nach Braun soll dieselbe sich (wie schon erwähnt) aus unregelmässigen Sprossen des Peritonealepithels entwickeln. Allein schon der Umstand, dass dieser Zellenstrang sich caudalwärts viel weiter erstreckt, als das Coelom reicht, macht es höchst unwahrscheinlich, dass er dem Peritonealepithel seinen Ursprung verdankt. Mir hat es den Eindruck gemacht, als ob diese Zellenmasse aus ventralen Verlängerungen der Somiten entsteht, aber mit Bestimmtheit kann ich dies doch nicht sagen, um so weniger, als dieses Nierenblastem nach allen Seiten hin sehr wenig scharf begrenzt ist und sich eigentlich nur als eine Verdichtung des an den betreffenden Stellen gelegenen, noch indifferenten Mesoblastgewebes zeigt. In diesem Blastem wachsen nun — und hier stimme ich Braun wieder vollständig bei — sprossenförmige Verlängerungen des Harnleiters, die Anlagen der Sammelröhren, welche sich, wie es scheint, unmittelbar aus den Zellen dieses Blastems herausbilden; man findet nämlich, dass die schon deutlich aus regelmässig aneinandergereihten Epithelzellen bestehenden peripherischen Enden dieser Röhrchen ganz unmerkbar in dasselbe übergehen[1]). Diese höchst fragmentarische Mittheilung ist Alles, was ich über die Anlage des Metanephros zu sagen vermag."

Von den Malpighi'schen Körperchen des Metanephros berichtet Hoffmann nur, dass dieselben verhältnissmässig erst sehr spät aufzutreten scheinen.

Nagel (l. c.) nimmt für den Menschen keine isolirte Entstehung der epithelialen Elemente der Niere an, sondern glaubt sich zu der Annahme berechtigt, dass die Entstehung neuer Harncanälchen nur durch Sprossenbildung aus den schon vorhandenen d. h. aus den am Ureter resp. Nierenbecken sich hervorbildenden Ausbuchtungen geschieht. Dabei ist allerdings zu bemerken, dass Nagel, nach seiner eigenen Angabe, die allerersten Entwicklungsvorgänge beim Menschen nicht beobachtet hat, sondern dass

1) Man merkt diesem dunklen Satze die Unsicherheit des Autors an!

er wesentlich durch Befunde an Schweinsembryonen zu seiner oben erwähnten Auffassung gelangt zu sein scheint. Er theilt aber ausserdem noch mit, dass die Nieren bei jungen menschlichen Embryonen sehr weit hinten — zwischen Rückenwand und unterem Theil der Urniere — liegen und dass sie gerade um diese Zeit eine deutliche Harncanälchen-Anlage zeigen.

Ich wende mich nun zu meinen eigenen Beobachtungen.

I. Die Niere von Crocodilus biporcatus.

Bei den mir zur Verfügung stehenden jüngsten Stadien von Crocodilus biporcatus (10 mm) zeigt sich weder vom Metanephrosgang, noch vom Metanephrosblastem auch nur die geringste Spur. Bei Embryonen von 12 mm dagegen (Fig. 21)[1]) trifft man bereits in jener Gegend des Rumpfes, wo die Anlage der hinteren Extremität das Maximum ihrer seitlichen Ausbuchtung erreicht, auf das vorderste, blind geschlossene Ende des Metanephrosgang (Urt). Derselbe liegt lateral von der ventralen Circumferenz der Aorta, zwischen dieser und dem mächtigen, in die Anlage der hinteren Extremität einstrahlenden Nervenstämmen (NN^1). Ventral davon sieht man bei Car die Vena cardinalis und die an Masse bereits stark abnehmende Urniere mit dem weit klaffenden Urnierengang (UG) im Querschnitt getroffen. Der Urnierengang wird gegen das Coelom (Co) zu von einem hohen Epithelwall (MEp), welcher sich auch noch in die Uebergangsstelle des visceralen ins parietale Peritonealblatt hinaufzieht, begrenzt.

Seitlich und ventral von der Aorta erscheinen die dunkel gefärbten Elemente des Sympathicus (†).

Zwischen dem Vorderende des Ureters und seiner Einmündungsstelle in die Cloake liegen 55 Querschnitte, ein Beweis, dass wir es bereits mit einem ziemlich weit fortgeschrittenen Embryonalstadium zu schaffen haben.

Der Ureter stellt eine ganz gerade gleichmässig dicke Röhre dar[2]), deren ovales (Fig. 23, Urt) Lumen von einem hohen Cy-

1) Fig. 20 und Fig. 21 liegen 57 Schnitte auseinander. Man beachte die verschieden starke Entfaltung der Urniere!

2) Nur an ihrem allerhintersten Ende zeigt sie sich von der lateralen Seite aus eingebaucht.

linderepithel mit randständigen Kernen ausgekleidet ist. Das in seiner Umgebung liegende mesodermale Gewebe grenzt sich durch eine intensivere Färbung deutlich von der Nachbarschaft ab; die betreffenden zelligen Elemente zeigen eine concentrische Schichtung, unterscheiden sich aber formell keineswegs von den übrigen Zellen des umgebenden Mesoblasts.

Dieser wuchernden Zellmasse begegnet man bekanntlich auch bei den Embryonen anderer Amnioten, allein es wäre nicht correct, dieselbe als „Metanephros-Blastem" zu bezeichnen, da dieselbe mit der Entstehung der rein drüsigen Theile der Niere nichts zu schaffen hat und offenbar nur dafür bestimmt ist, die bindegewebige Zwischensubstanz, die Gefässscheiden etc. des Organs zu liefern.

Jene ganze Zellmasse stellt einen gleichmässigen, in der Richtung gegen die Cloake sich erstreckenden, compacten Cylinder dar. Der Ureter verläuft aber nicht rein central, sondern erscheint auf allen Schnitten etwas lateralwärts gerückt.

Die Fig. 23 ist 16 Schnitte von der Fig. 21 entfernt und in Folge dessen ist die Urniere auf jener schon viel mehr reducirt und hat auch bereits zum Theil ihr Lumen verloren. Die in der Nähe des Ureters wuchernde Mesoblastzone zeigt keine concentrische Schichtung mehr und besteht nun aus unregelmässigen Zellnestern und -strängen, deren Formelemente sich aber von den umgebenden Zellmassen nicht überall deutlich unterscheiden lassen. Im Uebrigen hat sich der Situationsplan nicht verändert.

Verfolgt man die Ureteren noch weiter caudalwärts, so sieht man (Fig. 24), wie sie allmählich ganz an die mediale Seite der Cardinalvenen zu liegen kommen und sich so dem letzten Urnierenrest und dem Urnierengang immer mehr nähern.

Während dieses Lagewechsels stellen sich die in ihrer Umgebung befindlichen Zellen radiär zu ihnen, doch ist dies nicht überall deutlich ausgesprochen. Jene Zellen nun — und auf diese möchte ich auch die oben erwähnten Zellnester und Zellstränge zurückführen — hängen mit dem Epithelgewebe des hintersten Urnierenabschnittes durch solide Stränge continuirlich zusammen. Eine Grenze zwischen beiden lässt sich nicht ziehen, sie stimmen in formeller und mikrochemischer Beziehung vollständig miteinander überein.

Das ganze Bild lässt sich nicht anders deuten, als im Sinn

einer vom hintersten Urnierenende in dorsaler Richtung vor sich gehenden Sprossenbildung, mit secundärem Durchbruch in den Ureter, beziehungsweise in die gleich zu schildernden, von diesem auswachsenden Seitencanäle. Ein solcher Seitencanal ist auf der Fig. 24 nicht zu sehen, wie denn überhaupt in dem vorliegenden Entwicklungsstadium der ganze Ureter, wie schon erwähnt, noch ein einfaches unverzweigtes Rohr darstellt. Gerade deswegen aber erscheint mir der Befund um so wichtiger, weil durch ihn der Beweis erbracht wird, dass die erste Anlage der drüsigen, secernirenden Nierenelemente durch einen Anstoss von der Urniere, nicht aber vom Metanephrosgang, vom Ureter, aus erfolgt.

Die Urniere und die bleibende Niere ist also — im Grunde genommen — histogenetisch eines und dasselbe, wie dies Braun (l. c.) bereits dargelegt hat, und ich kann seiner auf die Ophidier sich beziehenden Schilderung für die Crocodile, und, wie ich gleich bemerken will, für die Schildkröten nichts Wesentliches hinzufügen. Der einzige Unterschied liegt darin, dass Braun die Niere von den „Sprossen des Coelomepithels" herleitet, während ich dafür das von letzterem bereits abgeschnürte hinterste Ende der Urniere in Anspruch nehme. Warum dieses hinterste Urnierenende nicht mehr ventralwärts in den Urnierengang durchbricht, sondern dorsalwärts auswachsend den Ureter aufsucht, ist nicht leicht zu sagen, möglicher Weise spielen hierbei rein mechanische Gründe eine nicht unwesentliche Rolle.

Wie man sich erinnern wird, habe ich schon früher auf die Verengerung der hinteren Coelompartie aufmerksam gemacht, und nimmt man jetzt noch hinzu, dass der Urnierengang allmählich eine ganz ventrale Lage gewinnt und sich auf's Engste an die Vena cardinalis anschliesst, so ist bei einer Fortdauer des im Coelomepithel sich abspielenden und zur Anlage neuer Urnierencanälchen führenden Proliferationsprozesses die Einwucherung neuer Zellmassen nur an einer ganz bestimmten Stelle möglich. Diese fällt zwischen die Endpunkte der beiden von St auf Fig. 24 ausgehenden Striche, von dort aus aber kann die weitere Entwicklung des zu Drüsenschläuchen sich umbildenden Zellcomplexes nicht wohl in anderer Richtung als dorsalwärts erfolgen.

Ich bin der Ueberzeugung, dass auch bei der Rückbildung

der Urniere sämmtlicher Amnioten mechanische Verhältnisse eine grosse Rolle spielen, und dass der Wegfall derselben bei den Anamnia die Persistenz ihrer Urniere zum Theil wenigstens erklärt.

Wenn man überlegt, welch ein gewaltiges Organ die Urniere darstellt, und wie weit dasselbe ventralwärts in das Coelom hereinhängt, so begreift man auch, dass um diese Zeit für den Darmcanal nur sehr wenig Raum zur Entfaltung übrig bleibt[1]). Soll sich das Darmwachsthum in jener excessiven Weise, wie sie für die meisten Amnioten (im Gegensatz zu den Anamia[2]) von schlankem Körperbau, wo also andere Gesichtspunkte in Betracht kommen) in späteren Entwicklungsstadien charakteristisch ist, bethätigen, so muss, noch bevor die Körperwände im Wachsthum nachfolgen können, im Coelom Raum geschafft werden, und dies geschieht durch die allmähliche Involution der Urniere.

Bei Reptilien, insonderheit bei Lacertiliern und Crocodilen, ist durch den oben mitgetheilten Entwicklungsmodus des Metanephros am hinteren Urnierenende auch die Lage des ausgebildeten Organes erklärt. Dasselbe bleibt eben hier am Ort seiner ersten Entstehung unmittelbar liegen, während wir bei anderen, wie vor Allem bei höheren Amnioten eine spätere Lageverschiebung annehmen müssen, die allerdings zum Theil wohl weniger auf eine active Vorwärtswanderung, als auf secundäre Wachsthumsverhältnisse des Coeloms und des gesammten Rumpfes zurückzuführen ist.

Nach dieser Abschweifung kehre ich zu der auf Fig. 24 dargestellten Metanephrosanlage zurück und bemerke dazu noch, dass an verschiedenen Stellen des wuchernden und durch 25 Schnitte hindurch bis gegen die Cloake[3]) hin sichtbaren Zellcomplexes spaltförmige Hohlräume sichtbar sind, die wohl als Vorläufer der späteren Canallumina zu deuten sind.

---

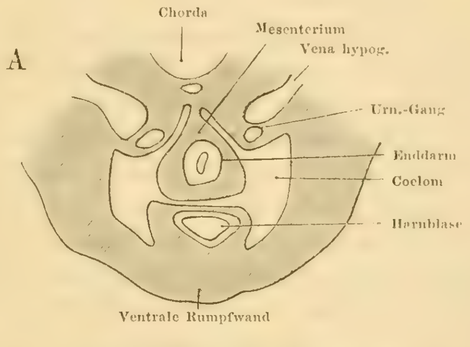
1) Eine gute Illustration dazu liefern die Embryonen der Chelone viridis, bei welchen der Darmcanal, um Platz zu finden, unter schneckenartiger Krümmung des Mesenteriums geradezu dorsalwärts umgeschlagen ist.

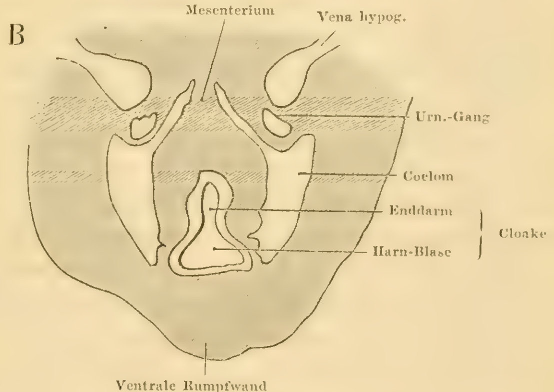
2) Anuren schaffen für ihr verhältnissmässig langes Darmrohr Platz durch die Breitenentwicklung ihres Rumpfes.

3) Unmittelbar vor der Cloake liegen Urnierengänge und Ureteren ganz frei im umgebenden Gewebe, und keine Metanephrosanlage ist in diesem Bereich mehr nachzuweisen.

Auf Fig. 25 sieht man ventral- und etwas medianwärts von den Cardinalvenen die Verbindung der Urnierengänge (UG) mit der Cloake, und kurz zuvor entspringen aus ihrer medialen Wand die Ureteren (Urt). Linkerseits ging der Schnitt durch die epitheliale Wandung der letzteren, rechts dagegen ist das Lumen getroffen. Das in der Cloake mehrschichtige Epithel wird beim Uebergang in die Harngänge einschichtig. Rechts und links von der Cloakenhöhle liegen bei Co die beiden hintersten Enden des Coeloms.

Wenige Schnitte weiter kopfwärts trifft man auf die in die Cloake ventralwärts sich öffnende Harnblase mit den grossen Arteriae umbilicales. Ihre ventrale Wand ist mit der Coelomwand innig verwachsen (vrgl. den Holzschnitt 1, A); über ihr kopfwärts schauendes Ende bin ich nicht recht ins Klare gekommen; dasselbe erschien nicht geschlossen, sondern klaffte gegen die Beckenhöhle herein. Ob hier eine Verletzung vorlag, oder worin sonst der Grund davon zu suchen ist, kann ich vorerst nicht entscheiden, ich hoffe aber in einer späteren Arbeit, welche auch die Entwicklung der Nebennieren, des Sympathicus und der Geschlechtsdrüsen behandeln wird, darauf zurückzukommen.





Zwei Schnitte durch die Beckengegend eines 12 mm langen Embryos von Crocodilus biporcatus. A liegt weiter kopfwärts als B. In beiden Figuren fallen die Umbilicalarterien nicht mehr in den Schnitt.

Bei einem nur wenig älteren Embryo, von 16 mm Länge, sind die Ureteren schon viel weiter kopfwärts ausgewachsen. Ihr Vorderende (Fig. 25 bei a) ist in zwei Zinken gegabelt und auch in ihrem weiteren Verlauf sind jetzt hohle Sprossen aufgetreten. Wie die Sprossenzahl resp. das Lumen von Stelle zu Stelle wechselt, ist aus der Fig. 25, sowie aus der dazu gehörigen Erklärung zu entnehmen.

Im Uebrigen ist aus diesem Entwicklungsstadium nicht mehr zu ersehen, als aus dem vorhergehenden.

II. Die Niere von Chelonia midas.

Was die Metanephrosanlage bei Chelone viridis betrifft, so handelt es sich hier, wie auch gar nicht anders zu erwarten war, um ganz dieselben Verhältnisse, wie beim Crocodil. In einem Embryonalstadium von 13 mm Länge erstrecken sich die Ureteren (noch ohne jede Seitensprossen) über 14 Schnitte hinweg, in einem solchen von 21 mm aber zeigt sich ihr Vorderende bereits erweitert, allein auch hier war von seitlichen Sprossen noch keine Rede. Bei 26 mm langen Embryonen haben sich die Ureteren bereits sehr weit nach vorne ausgedehnt. Ihr Kopfende, welches jetzt der dorsalen Fläche der Urniere ziemlich nahe liegt, ist von dem oben erwähnten dichtzelligen Blastem umgeben und auch hier kann ich mich, so wenig als beim Crocodil, des Eindruckes erwehren, als handle es sich bei der Genese desselben um einen durch den einwuchernden Ureter im mesodermalen Gewebe gesetzten Reizzustand.

Das Bild, das man dabei gewinnt, erinnert sehr an die Querschnitte der sprossenden Bronchialröhren und ihr Nachbargewebe.

Zwischen den Ureteren und der Wirbelsäule gehen starke sympathische Gewebsmassen hinab zur Aorta.

In den nächsten 4—5 caudalwärts gerichteten Schnitten rücken die Ureteren von der Urniere wieder ab. Im sechsten Schnitt tritt plötzlich eine starke Erweiterung des linken Ureters auf, später auch eine solche des rechten. Zugleich hebt sich das Epithel ab, collabirt und kommt, gar kein Lumen mehr einschliessend, ins Innere des Ureters zu liegen. Im siebenten Schnitt sieht man die noch blind geschlossenen Enden von drei Urnieren-

canälchen[1]) dicht an den erweiterten Ureter herantreten und zwei Schnitte weiter nach hinten bricht das eine davon in den Ureter, welcher hier zugleich einen Seitenspross abgiebt, durch. Gleich darauf trifft man auf drei weitere Sprossen des Ureters, welcher sich jetzt wieder stark verjüngt, nach wie vor aber von dem dichtzelligen Gewebe umgeben und dadurch leicht kenntlich bleibt.

Mehr gegen das Becken zu hängen die Metanephroscanälchen mit denjenigen der Urniere unzertrennbar zusammen. Es handelt sich bei diesem schmalen Drüsengürtel um die Stelle, welche dorsal- und etwas lateralwärts von der Cardinalvene gelegen ist; ich muss aber gestehen, dass ich kein vollkommen klares Verständniss über die betreffenden Verhältnisse gewinnen konnte, und zwar um so weniger, als bald darauf das Lumen des Ureters auffallend eng wird und stellenweise sogar ganz verschwindet. Dadurch verliert man selbstverständlich vollends fast jeden Anhaltspunkt für eine scharfe Trennung beider Nierensysteme. Nur die stets in der Umgebung des Ureters befindliche charakteristische Zellmasse hilft auf die Spur, doch auch dieser Anhaltspunkt verliert sich stellenweise, so dass ich nicht zu sagen im Stande bin, was aus dem Ureter auf eine ziemliche Strecke geworden ist; er scheint vollständig unterbrochen, und ist jedenfalls an der Stelle, an welcher er bisher lag, durch 7—8 Schnitte hindurch nicht mehr aufzufinden. Vielleicht handelt es sich dabei um die spätere Lappung des Metanephros, allein dabei bliebe immer noch der Sammelgang nachzuweisen. Auffallend genug ist es, dass, trotzdem kein Ureter nachweisbar ist, die schon oft erwähnte, dichtgefügte Zellmasse an den meisten Stellen des mesodermalen Gewebe persistirt, allerdings ohne die sonst so charakteristische Anordnung der einzelnen Elemente.

Nach dem erwähnten Intervall erscheint wieder ein richtiger, kopfwärts blind geschlossener Ureter, dessen dorsale Lage mit dem weiter vorne liegenden gänzlich übereinstimmt; ich kann mir keine andere Vorstellung bilden, als dass die beiden Ureterenabschnitte durch das Schlaucheonvolut der Harndrüse mit einander zusammenhängen.

---

1) Die drei Canälchen sind alle von demselben endothelialen Fachwerk umschlossen, wie ich dasselbe von der Urniere beschrieben habe.

Noch weiter caudalwärts rückt dann der Ureter, nachdem er noch mehrere starke Seitensprossen abgegeben hat, die wieder als besondere Ureteren imponiren könnten, ganz zwischen die reducirte Urniere und das an dieser Stelle ebenfalls sehr spärliche Gewebe der bleibenden Niere herein, um dann endlich in der bekannten Weise durchzubrechen.

Aus dem Mitgetheilten erhellt, dass es auch mir so wenig als einem meiner Vorgänger auf diesem Gebiete gelungen ist, über alle Einzelheiten der Metanephros-Entwicklung, so wie es zu wünschen wäre, ins Klare zu kommen. Allein man darf nicht vergessen, dass es sich dabei um eines der allerschwierigsten Probleme der Morphologie handelt, und wenn es mir auch nur gelungen ist, hierin einen kleinen Schritt vorwärts zu thun, so will ich zufrieden sein [1]).

Ich wende mich nun zum letzten Kapitel, welches die Entstehung des Müller'schen Ganges behandeln soll.

D. Der Müller'sche Gang.

Auch hier verdanken wir, was die Reptilien betrifft, die wichtigsten Vorarbeiten Braun (l. c.), Mihalcovics (l. c.) und Hoffmann [2]). Vor Allem aber ist es der erstgenannte Autor, welchem es zuerst gelungen ist, die Entwicklung des Ductus Mülleri der Reptilien klar zu legen.

---

1) Die Entstehung der Malpighi'schen Körperchen, der Bowman'schen Kapseln etc. des Metanephros kann wohl auf keine andere Weise vor sich gehen, als wie ich dies oben schon geschildert habe.

2) Die hierbei in Betracht kommenden Verhältnisse hat Waldeyer schon, und zwar als der Erste, im Prinzipe richtig erkannt. Nach ihm entstehen an der lateralen Seite der Urniere des Hühnchens, längs eines Streifens oder einer Leiste, wo sich das Cylinderepithel des Coeloms gut erhalten hat (der Tubenfalte Braun's) zwei Längsfalten auf ähnliche Art, wie das z. B. auch bei der Bildung des Medullarrohres am Ektoderm stattfindet. Die Falten umschliessen eine schmale Rinne und verwachsen allmählich in proximo-distaler Richtung zur Bildung eines Epithelcanales, der sich auf diese Weise vom Coelomepithel abschnürt.

Nach ihm entsteht derselbe bei Anguis fragilis, Tropidonotus natrix und Coronella laevis durch Einstülpung des Coelomepithels an jener Stelle, wo die Urnierenfalte von der ventralen Körperwand loslässt, wo jene also im Ganzen einen Peritonealüberzug erhält. Der so entstandene Blindsack wächst nun nach hinten, d. h. caudalwärts, in eine zuvor gebildete, leistenförmige Erhebung — die „Tubenfalte“ — hinein und dehnt sich allmählich bis zur Cloake aus. Braun betont dabei ausdrücklich, dass sich bei diesem Weiterwachsen des Ganges keine anderen Peritonealelemente mehr betheiligen, als die zuerst eingestülpten, dass also hinter der Einstülpung (der Bildungsstelle des Ostium abdominale) eine Verbindung des Peritonealepithels mit dem Gang nicht stattfinde, sondern dass beide scharf von einander getrennt seien.

Mihalcovics lässt sich folgendermaassen darüber vernehmen: „Der Müller'sche Gang der Amnioten entwickelt sich ohne alles Zuthun von Seite des Urnierenganges“. „Das Cylinderepithel am proximalen Ende der Tubenfalte senkt sich in Gestalt einer trichterförmigen Vertiefung in das oberflächliche Gewebe der Urniere hinein; die Spitze des Trichters wächst, nahe an das Epithel der Tubenfalte sich haltend, zwischen diesem Cylinderepithel und dem längsverlaufenden Wolff'schen Gange in distaler Richtung weiter, bis es den Enddarm erreicht hat.“

Speciell über die Natter und die Eidechse sagt Mihalcovics wörtlich Folgendes: „Wollen wir jetzt auf Grund der geschilderten Präparate uns eine Vorstellung von der Entwicklung des Müller'schen Ganges bei den Reptilien machen, so wird diese dahin lauten, dass zuerst am proximalen Ende des Wolff-schen Körpers, an dessen lateraler Seite das Coelomepithel in einem dreieckigen Felde, dessen langgezogene Spitze distalwärts wärts gerichtet ist, cylindrisch wird; am distalen Ende des dreieckigen Feldes erheben sich dann die Ränder des Cylinderepithels faltenförmig, neigen sich gegeneinander (resp. die dorsale gegen die ventrale), vereinigen sich, und es schnürt sich die eingefasste Rinne zu einem von Cylinderepithel gebildeten kurzen Trichter ab, der oben (proximalwärts) mit dem Coelom in offener Verbindung steht, distalwärts aber enger wird und nagelförmig zugespitzt aufhört. Das ist der Müller'sche Trichter, die Abdominalöffnung der werdenden Tube. Man kann das ganze Gebilde

zur Zeit seiner ersten Entstehung mit einem auf die Spitze gestellten Pantoffel vergleichen, dessen länglich-ovale Oeffnung dem Eingange des Canales, der geschlossene Theil des Pantoffels aber dem abgeschnürten Theile des Ganges entspricht. Ist der von Cylinderepithel gebildete Trichtercanal in dieser Gestalt fertig, so wächst dessen Spitze in einer an der lateralen Seite der Urniere entstehenden Falte (Tubenfalte) weiter, deren Bildung jener des Ganges immer vorangeht, so dass die Falte quasi als Wegweiser für das vorwachsende Ende des Ganges dient. Der solide Theil des Ganges ist ziemlich lang und spitzt sich am unteren Ende sehr fein zu.

Aehnliche Entwicklungsstufen wie bei den Reptilien kommen unter den Vögeln beim Hühnchen am Ende des vierten, bei der Ente am fünften Tage zum Vorschein" etc. „In manchen nebensächlichen Dingen sind Unterschiede vorhanden. Diese sind theilweise bedingt durch die kürzere, gedrängtere Gestalt der Urniere des Vogels, in Folge dessen die Oeffnung des Ganges in der Nähe des proximalen Endes der Urniere liegt, während sie beim Reptil von dieser Stelle etwas distalwärts verschoben ist; ferner liegt die Einsenkung des Cylinderepithels beim Vogel seitwärts an der Urniere in der Parietalbucht, beim Reptil aber nahe am ventralen Rande der Urniere, und die Tubenleiste besteht aus Epithel und Bindegewebe, beim Vogel bloss aus letzterem, ist aber dafür um so höher. Der Hauptunterschied liegt aber darin, dass beim Reptil die Einsenkung stets scharf ausgeschnittene Ränder hat, während dort beim Vogel Unebenheiten vorhanden sind, die von manchen Autoren eine eigenthümliche Deutung erhielten."

Mihalcovics neigt der Ansicht zu, dass das Fortwachsen des Müller'schen Ganges durch appositionelles Wachsthum, d. h. durch Vermehrung der Zellen blos an seiner Spitze stattfinde. Er meint übrigens, es sei dieser Punkt schwer zu entscheiden, doch scheint er eine Verlängerung des Ganges durch Vermehrung der Zellen in seiner ganzen Länge, d. h. durch interstitielles Wachsthum, nicht anzunehmen. Er macht auf das langsame Wachsthum des Müller'schen Ganges aufmerksam.

Hoffmann (l. c.) lässt sich folgendermaassen vernehmen: „Bei den Eidechsen entwickelt sich der ganze Müller'sche Gang selbständig, insofern weichen sie also auch von den höchst

entwickelten Amphibien ab, schliessen sich dagegen diesen wieder an, indem hier wie dort das Ostium abdominale des Müller'schen Ganges aus dem verdickten Peritonealepithelium des Pronephros sich bildet . . . . . Ungefähr zu derselben Zeit, wo der Müller-sche Gang sich anzulegen anfängt, beginnt auch die vollständige Rückbildung des Pronephros . . . . . Das hintere Ende des Müller-schen Ganges rückt so dicht an das an seinem ventralen Rande gelegene hohe Peritonealepithel, dass ich auch an den feinsten Schnitten nicht habe feststellen können, ob der Gang selbständig weiter wächst, oder unter directer Betheiligung des gesagten hohen Peritonealepithels sich weiter ausbildet. Auch dann, wenn ganz hinten von dem Müller'schen Gang selbst nichts mehr zu sehen ist, bleibt die faltenförmige und mit hohem Cylinderepithelium bekleidete Verlängerung, in welcher der Müller'sche Gang gelegen ist — die Tubenfalte von Braun — lateralwärts von dem Wolff'schen Gang noch fortbestehen und rückt in der Nähe der Cloake wieder an den ventralen Rand dieses Ganges, um schliesslich vollständig zu verschwinden."

Nagel (l. c.) verdanken wir sehr genaue Untersuchungen über die Anlage des Müller'schen Ganges beim Menschen und auch hier handelt es sich nach jenem Autor um die Einstülpung eines bestimmten Theiles des Oberflächenepithels der Urniere, d. h. auch hier erfolgt die Entwicklung gänzlich unabhängig vom Vornierengang. Das distale zugespitzte Ende des Müller'schen Ganges wächst, den Vornierengang gleichsam als Leitband benützend, caudalwärts weiter, ohne weiter mit dem Coelomepithel in Verbindung zu treten. Das Weiterauswachsen des Ganges erfolgt also durch Vermehrung seiner eigenen Zellen[1]).

Wie man aus meinen eigenen Untersuchungen, deren Resultate ich hiermit folgen lasse, ersehen wird, schliessen sich die in Frage stehenden Reptilien in der Entwicklung ihres Müller'-schen Ganges den übrigen Amnioten in den meisten Punkten an, nur bezüglich des Weiterwachsens des Ganges an seinem soliden caudalen Ende stimmen meine bei Schildkröten gemachten Er-

1) Bornhaupt hat dieses eben so dargestellt und fast alle neueren Autoren schlossen sich ihm an. So Gasser, Sernoff und Fürbringer für das Hühnchen, Egli für das Kaninchen, Braun, Mihalcovics und Hoffmann, wie schon erwähnt, für die Reptilien.

fahrungen nicht ganz mit den Befunden überein, welche von den obgenannten Autoren an andern Amnioten gemacht worden sind.

I. Der Müller'sche Gang von Crocodilus biporcatus.

Bei Embryonen von 12 mm Länge sieht man schon weit vorn, gleich beim ersten Erscheinen des Glomus, das Coelomepithel stark verdickt. Es findet dies, wie schon erwähnt, an zwei Stellen statt: ventral- und dorsalwärts. Wichtig wird für uns nur die letztere Stelle (Parietalbucht), wo sich das Bauchfell vom Glomus unter Erzeugung einer tiefen Bucht (Fig. 5, *) auf die laterale Körperwand umschlägt.

Hier dauert die Erhöhung des Epithels gleichmässig 40 Schnitte hindurch caudalwärts fort, vom 41. Schnitt aber macht dieselbe viel stärkere Fortschritte und zugleich springt lateralwärts eine Falte in die parietale Coelombucht vor (Fig. 13, 32, b, LpM). Diese Falte rückt, wenn man sie weiter caudalwärts verfolgt, schon nach wenigen Schnitten dorsalwärts (Fig. 32, c), so dass jetzt jene Bucht in eine mediale (††) und laterale (†) Abtheilung zerlegt wird. Letztere greift dann immer höher dorsal- und zugleich medianwärts empor, so dass die einspringende Falte von der lateralen allmählich auf die mediale Seite verlegt wird (Fig. 10, 32, b, c bei LpM), und dass sie jetzt mit dem Vornierengang (VG) in immer nähere Berührung kommt[1]).

Ihr Epithel ist nun mehrschichtig geworden und zeigt sich in starker Proliferation begriffen. In Fig. 32, d, noch deutlicher aber in Fig. 32, e, springt nach unten von jener Falte (bei LpM^1) eine zweite vor und diese schliesst, allmählich stärker auswachsend, weiter caudalwärts mit der oberen Falte beinahe und gleich darauf vollständig zusammen (Fig. 32, f bei LpM, LpM^1). Dadurch ist eine Röhre (Fig. 11, 32, MG)[2]) d. h. das proximale Stück des Müller'schen Ganges gebildet.

Aus dem Mitgetheilten erhellt also, dass es sich bei der Bildung des Ostium abdominale tubae um eine in einer langge-

1) Zugleich rückt die Cardinalvene mehr medianwärts und kommt über die Coelombucht † der Fig. 32 b zu liegen.

2) Die Cardinalvene, allmählich aus der Rumpfwand heraus- und weiter caudalwärts rückend, öffnet sich jetzt in die interglandulären Bluträume der Vorniere (bei Card. der Fig. 32, g).

zogenen Spiraltour erfolgende Einrollung des Coelomepithels, oder, anders ausgedrückt, um die Bildung zweier Lippen oder Falten handelt, wovon die eine schon sehr weit vorne an der Uebergangszone zwischen Somato- und Splanchnopleura einsetzt und sich dann spiralig gewunden in die weiter hinten von der Splanchnopleura entspringende Lippe fortsetzt.

Von einer Betheiligung des Vornieren- oder Urnierenganges an der Bildung des Ostium tubae kann also keine Rede sein[1]). Dagegen sprechen auch die grossen Differenzen, welche in der epithelialen Auskleidung beider Canäle bestehen, und welche ich, getreu der Natur entsprechend, durch die unter dem Einfluss der Doppeltinction entstandenen verschiedenen Farbentöne auf Fig. 32 a—k zur Anschauung gebracht habe. Abgesehen aber von dem durchaus verschiedenen chromophilen Verhalten der Epithelien handelt es sich, wie man sieht, auch formell um einen gänzlich verschiedenen Zellcharacter.

Auf Fig. 32, f und g schiebt sich noch reichliches mesodermales Gewebe, das Bildungsmaterial für die später erst zur Differenzirung kommenden musculösen und fibrösen Schichten des Oviductes, zwischen den letzteren und den Vornierengang ein; weiter caudalwärts aber legen sich die Epithelien beider Röhren dicht aneinander[2]) und dies gilt auch für die weiter nach hinten liegende Strecke, wo der Müller'sche Gang noch gar kein Lumen besitzt, sondern aus einem soliden epithelialen Zapfen besteht, der sich immer mehr zuspitzt und allmählich, nur noch aus wenigen Zellen bestehend, erlischt[3]) (Fig. 32, k, Fig. 27, MEp).

Mit diesem seinem Erlöschen hört aber die sogenannte Tubenfalte noch nicht auf, sondern setzt sich, immer eng an den Vornierengang sich haltend und allmählich immer weiter ventralwärts herabrückend, bis gegen die Cloake hin fort (vergl. die Fig. 21—24, bei MEp).

Bei älteren Embryonalstadien streckt sich der Müller'sche

1) Zwischen dem ersten Auftreten der Falte und dem Abschluss des Müller'schen Ganges liegen 20 Schnitte.

2) In Folge davon erfahren die an der lateralen Wand des Vornierenganges liegenden Epithelien da und dort eine Abplattung.

3) Zwischen dem ersten Zusammenschliessen der Lippen des Tubeneinganges und dem blinden Ende des Oviductes liegen in dem betreffenden Embryonalstadium 27 Schnitte.

Gang weiter nach hinten aus[1]); auf welche Weise dies aber erfolgt, ob durch appositionelles oder interstitielles Wachsthum, gelang mir nicht beim Crocodil zur sicheren Entscheidung zu bringen. Was ich bei Chelonia midas darüber in Erfahrung gebracht habe, soll später mitgetheilt werden. Auf Eines möchte ich aber hier noch bezüglich des Crocodils aufmerksam machen, nämlich darauf, dass die Aushöhlung des Ganges durchaus nicht immer regelmässig von vorne her fortschreitet, sondern dass da und dort solide Stellen mit kleineren inselartigen Bezirken abwechseln, an welchen bereits ein Lumen nachzuweisen ist. Am deutlichsten sah ich dieses an 25—30 mm langen Embryonen[2]).

Während es mir beim Crocodil nicht geglückt ist, die erste Anlage des Ostium tubae nachzuweisen, kann ich von Chelone midas (Stadium von 13 mm) Folgendes mittheilen.

An der Stelle, wo sich später das Ostium tubae befindet, d. h. an der lateralen Seite des vordersten Urnierenabschnittes, zeigt sich eine sehr starke Proliferation des Peritonealepithels und diese zieht sich auch noch dorsalwärts in die Umschlagsfalte des visceralen ins parietale Bauchfell hinauf (Fig. 33, a).

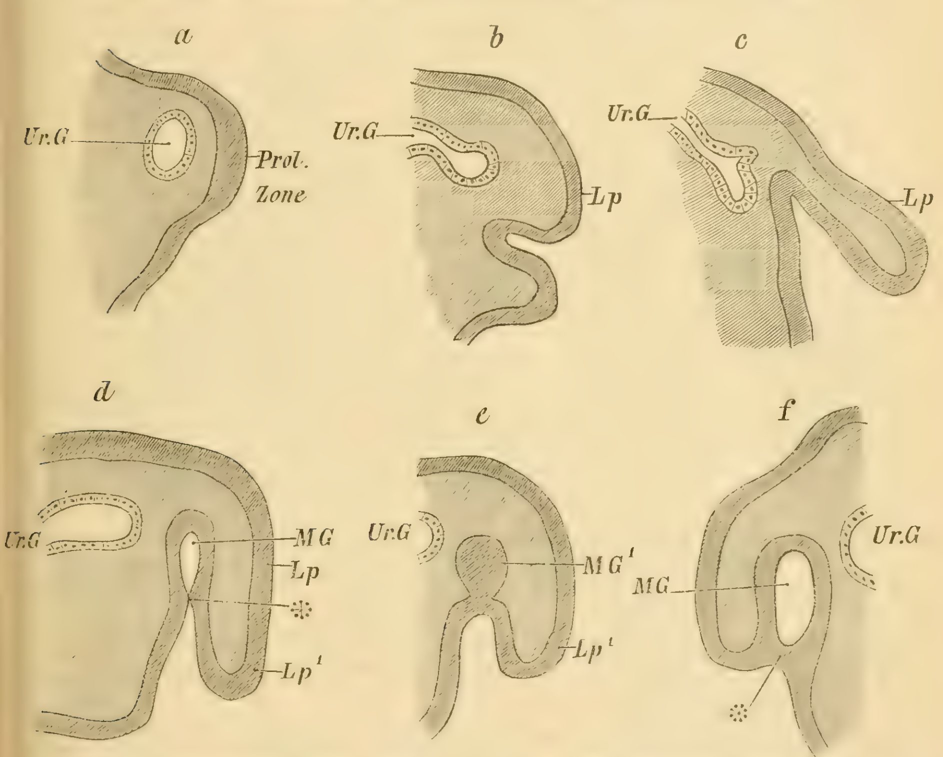
Das Coelomepithel verdickt sich nicht nur an den betreffenden Stellen, d. h. es wird nicht nur mehrschichtig, sondern die einzelnen Zellen gewinnen auch an Ausdehnung und strecken sich in die Länge; zugleich wird die zuvor glatte epitheliale Fläche rauh, uneben und an zahlreichen Stellen sieht man das Epithel einsinken und in die Tiefe wuchern. Solche nesterartigen Wucherungszonen des Epithels finden sich übrigens auch an ganz glatten Bezirken des Epithels (Holzschnitt No. 2, a, Prol. Zone). Bei 21 mm langen Thieren sind jene Unebenheiten zum grossen Theile wieder verschwunden und an ihrer Stelle hängt nun eine rasch an Ausdehnung zunehmende Falte in den Bauchraum herein. Sie steht anfangs weit lateral-

1) Er emanzipirt sich dabei immer mehr von der Nachbarschaft des Vornierenganges, rückt weiter ins Coelom herein, ist durch eine Art von Mesenterium mit dem Urnierencomplex verbunden, und hat im Querschnitt das Aussehen einer stark zugespitzten Citrone.

2) Wenn dann in noch älteren Stadien der Durchbruch in die Cloake erfolgt, ist auch die Rückbildung des Glomus vollendet und man trifft von jetzt nur noch die gewöhnlichen „Glomeruli“ der Urniere.

wärts ab und birgt in ihrem Innern zahlreiche dicht gedrängt liegende Mesodermzellen, auf deren Bedeutung ich beim Crocodil schon hingewiesen habe.

Mit den Serienschnitten weiter caudalwärts vordringend, sieht man, wie die Falte (Holzschnitt Nr. 2, b bei Lp) klappenartig gegen die laterale Seite der Urniere herabhängt und sich letzterer allmählich anlegt und mit ihr verwächst. Dies geschieht aber bei dem in Frage stehenden Exemplar nicht etwa von Seiten ihres freien Endes[1]), sondern von einer Stelle aus, welche ziemlich weit nach aufwärts davon liegt (Holzschnitt Nr. 2, d bei *).



Sechs schematische Abbildungen, um die Entstehung des Ostium tubae zu erläutern.

Die Folge davon ist, dass, wenn auf die eben besprochene Weise die Abschnürung eines Coelomdivertikels, d. h. die Bildung des

1) Auf der andern Seite des Präparates ist letzteres der Fall (Holzschnitt Nr. 2; f, bei *).

Ostium tubae (MG) zu Stande gekommen ist, der abgerundete Rand der Tubenfalte den letzteren lateral- und ventralwärts noch überragt (Lp[1]). Drei Schnitte weiter rückwärts ist das Lumen des Müller'schen Ganges (MG[1]) bereits zu Ende und in seiner caudalen Verlängerung treffen wir nun den beim Crocodil schon erwähnten, nagelartig sich zuspitzenden, epithelialen Zellpfropf[1]). Wie beim Crocodil, liegt derselbe auch hier in der unmittelbaren Nachbarschaft des Urnierenganges (Holzschnitt Nr. 2, c, UrG) und dies gilt ebenso für die in seiner weiteren Verlängerung liegende und in diesem Stadium schon fast bis zur Cloake reichende „Tubenfalte" (Fig. 27, 30, MEp).

Aus dem Vorstehenden dürfte zu entnehmen sein, dass, obgleich bei der Bildung des Ostium tubae zwischen Crocodil und Schildkröte gewisse Unterschiede bestehen, letztere doch nur sehr gering sind. Die Anlage des Müller'schen Ganges erfolgt hier wie dort im Wesentlichen ganz nach demselben Prinzip und nun fragt es sich nur noch, auf welche Weise derselbe an seinem soliden Ende weiter nach hinten wächst. Bei der Schildkröte — das kann ich mit voller Bestimmtheit behaupten — handelt es sich dabei um eine von der freien epithelialen Oberfläche der „Tubenfalte" ausgehende Zellproliferation, also nicht nur um ein appositionelles Wachsthum, wie ein solches als von den eingestülpten Zellen des hinteren soliden Gang-Endes ausgehend, von den obgenannten Autoren bei Sauropsiden, Säugern und Mensch beschrieben worden ist. Ich verweise, um eine Vorstellung von der Wucherung des betreffenden Epithels zu geben, auf Fig. 33, b. Man beachte hier den unebenen Rand und das theils in hohlen, theils in soliden Sprossen, wie bei einer Drüsenanlage, in die Tiefe sich einsenkende Zelllager; alles dies erinnert sehr an die Verhältnisse der die Entstehung des Ostium tubae darstellenden Fig. 33 a.

Ob neben diesem von der freien Coelomfläche aus erfolgenden Wachsthumsprocess noch ein anderer, in der obengenannten Weise sich abspielender, einher geht, kann ich nicht sagen, und ich muss hierauf ein erneutes Augenmerk richten.

---

1) Im Innern desselben erscheint einige Schnitte weiter rückwärts wieder ein Lumen, das aber nicht weit nach hinten reicht.

Zusammenfassung der Resultate.

1) Bei Crocodilen und Schildkröten bestehen in der Embryonalzeit unzweifelhafte Spuren einer Vorniere. Dieselbe geht erst ziemlich spät wieder einer Rückbildung entgegen und besteht nur aus spärlichen Drüsenkanälchen, welche sich durch bewimperte Nephrostomen in den vordersten Abschnitt des Coeloms öffnen. Die Zahl derselben konnte nicht sicher ermittelt werden.

2) Im Bereich der Vorniere liegt jederseits ein starker Gefässknäuel (Glomus), welcher, von Coelomepithel überzogen, frei in die Peritonealhöhle hineinragt und dem Mesenterium zugekehrt ist. Mit seiner lateralen Seite sind die Schläuche der embryonalen Harndrüse aufs Engste verwachsen.

3) Weder für die Vorniere, noch für den Glomus konnte in den vorliegenden Entwicklungsstadien eine segmentale Anlage nachgewiesen werden.

4) Der Glomus stellt ein reich gelapptes, im Ganzen aber einheitliches Organ dar, welches sich über mehr als vier Körpersegmente hinwegerstreckt, und welches erst einem vollständigen Schwund entgegengeht, wenn der Müller'sche Gang in die Cloake durchgebrochen ist. Dies ist aber erst bei 70—80 mm langen Krokodilen der Fall. Wahrscheinlich erstreckte sich der Glomus und mit ihm das **ganze System der Vorniere** bei den **Ur-Reptilien** einst durch das ganze Coelom hindurch.

5) Ob in den betreffenden Entwicklungsstadien, welche mir zur Untersuchung vorlagen, der ganze im Bereich des Glomus liegende Abschnitt des embryonalen Excretionsorganes im Sinne einer Vorniere zu deuten ist, wage ich nicht zu entscheiden. Höchst wahrscheinlich handelt es sich dabei auch schon um den vordersten Theil der Urniere.

6) Vorniere und Urniere gehen ohne sichtbare Grenze in einander über und es war an keinem Präparate auszumachen, wo jene aufhört und diese anfängt. Aus diesem Grunde konnte auch die Trichterzahl jedes Organes für sich nicht genau präcisirt werden.

7) Ein Vornierengang, der später zum Urnierengang wird, ist, wie bei anderen Vertebraten, so auch bei Crocodilen und

Schildkröten, deutlich entwickelt. Aus welchem Keimblatt derselbe stammt, konnte nicht ermittelt werden, da die entsprechenden Entwicklungsstadien nicht zur Verfügung standen.

8) Im vorderen Bereich des Excretionsorganes — und dabei kommt sicherlich der Urnierenabschnitt in erster Linie in Betracht — finden sich zahlreiche, mit Wimperepithel versehene, und in jüngeren Embryonalstadien zweifellos genau segmental angeordnete Nephrostomen, wodurch eine freie Verbindung mit dem Coelom hergestellt erscheint. Im Gegensatz zu den übrigen Reptilien, wo sie nur in den allerjüngsten Entwicklungsstadien, und auch hier häufig nur in sehr rudimentärer Form, auftreten, erhalten sie sich bei Crocodilen und Schildkröten längere Zeit in voller Ausbildung und Function. Dadurch stellt das embryonale Harnsystem dieser beiden Reptiliengruppen ein wichtiges Bindeglied zwischen dem Harnsystem der übrigen Sauropsiden und Säuger einer- und demjenigen der Anamnia, wie vor Allem der Selachier und Amphibien, andererseits dar. Ferner liegt darin ein Hinweis auf das Verhalten der Ur-Reptilien, deren Harndrüsen wie bei den letztgenannten Anamnia noch zeitlebens mit dem Coelom in Verbindung gestanden haben muss. Für diese Annahme spricht auch die sehr lange Dauer der Urniere bei Crocodilen und Schildkröten, wie ja auch Reste davon bei anderen Reptilien bekanntlich weit über das Embryonalleben hinaus nachweisbar sind.

9) Für die Frage nach der letzten Ursache des im Laufe der Stammesgeschichte von Stufe zu Stufe sich anbahnenden Schwundes der Urniere als einer Harndrüse konnte auf wichtige, auf die Entwicklung anderer Organsysteme sich beziehende correlative Verhältnisse hingewiesen werden.

10) In der Ontogenese der Harndrüse der Crocodile und Schildkröten lässt sich auf Grund jener Einrichtungen, die ich als Nephrostomen I., II. und III. Ordnung bezeichnet habe, der ganze Etappenweg verfolgen, welchen das Harnorgan der Vertebraten zwecks Anbahnung günstigerer physiologischer Zustände in seiner allmählichen Emancipation vom Hauptraum des Coeloms genommen hat. Alle jene drei Arten von Nephrostomen sind nur Modificationen einer und derselben Einrichtung, und alle fallen desshalb, ebenso wie „Glomus“ und „Glomerulus“ unter den gleichen morphologischen und physiologischen Gesichtspunkt,

d. h. bei allen handelt es sich um einen dauernden Verband mit dem Coelom, resp. dessen Derivaten (Hohlraum der Malpighi'schen Körperchen der Urniere).

11) Ganz dasselbe gilt auch für die bleibende Niere (Metanephros). Letztere, indirect demselben Mutterboden, d. h. dem Coelom resp. dem Coelomepithel, entwachsend, wie dies für erstere direct gilt, ist nur als ein hinterer, zeitlich später auftretender Abschnitt der Urniere zu betrachten.

12) Der Müller'sche Gang der Crocodile und Schildkröten hat in seiner Anlage so wenig, als bei irgend einem andern amnioten Wirbelthier, mit dem Vornierengang irgend etwas zu schaffen. Abgesehen von den ganz klar liegenden Entwicklungsverhältnissen, wird dies auch durch die formellen und chromophilen Differenzen der epithelialen Gebilde beider Gänge bewiesen. Dass der Müller'sche Gang, wie dies auch für die definitive Niere gilt, ein verhältnissmässig erst spät erworbenes Organ ist, wird auch durch seine langsame und erst in älteren Embryonalstadien erfolgende Entwicklung bewiesen. In seinem vorderen, das Ostium abdominale in sich begreifenden Abschnitt stellt er sozusagen nur ein röhrenartiges Divertikel des Coeloms dar, während sein caudales Wachsthum auf eine Zellproliferation zurückzuführen ist, welche bei Cheloniern (ausschliesslich?) von dem peritonealen Epithel der Tubenfalte ausgeht und welche zur Bildung eines ursprünglich soliden und anfangs dicht neben dem Vornierengang liegenden Zellstranges führt. In diesem tritt erst nachträglich, und zwar häufig zuerst nur an einzelnen, inselartigen Stellen, die erst secundär mit einander confluiren, ein Lumen auf. Sein Durchbruch in die Cloake erfolgt erst sehr spät.

Freiburg i. B., Ende Juli 1890.

Litteratur.

1. F. M. Balfour and A. Sedgwick, On the existence of a head-kidney in the embryo Chick ect. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XIX. 1879.
2. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsche Uebersetzung von B. Vetter. Jena 1881.
3. M. Braun, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zool.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. IV. 1877.

4. Clark, Embryology of the Turtle in Natural history of the United States. Vol. II, part. III. 1857.
5. Gasser, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Habilit.-Schr. Frankfurt 1874.
6. O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. III. Aufl. Jena 1890.
7. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVIII. 1889.
8. V. v. Mihalcovics, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschrift für Anatomie und Histologie. Bd. II. 1885.
9. K. Mitsukuri, The ectoblastic Origin of the Wolffian Duct in Chelonia. Zool. Anzeiger.. Jahrg. XI. 1888, Nr. 273.
10. W. Nagel, Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1890.
11. A. Ostroumoff, Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen. Zool. Anzeiger. Jahrg. XI. 1888, Nr. 292.
12. J. Perenyi, Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta, und Lacerta viridis. Zool. Anzeiger. Jahrg. X. 1887, Nr. 243.
13. H. Rathke, Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.
Derselbe, Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig 1848.
Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklung und den Körperbau der Krokodile. Braunschweig 1866.
14. Renson, Contributions à l'Embryologie des organes d'excrétion des Oiseaux et des Mammifères. Thèse. Auszug. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.
15. Rückert, Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Physiol. Juliheft 1888.
16. A. Sedgwick, Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the Chick. Ebendaselbst. Vol. XX. 1880.
Derselbe, On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the Chick. Ebend. Vol. XX. 1880.
Derselbe, Early development of the Wolffian duct and anterior Wolffian tubules in the Chick; with some remarks on the vertebrate excretory system. Ebendaselbst. Vol. XXI. 1881.
17. W. Weldon, On the Development of Lacerta muralis. Quart. Journ. of micr. Science. 1883.
18. J. W. v. Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIII. 1889.
19. R. Wiedersheim, Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Crocodilen und Schildkröten. Anat. Anzeiger. V. Jahrg. 1890. Nr. 12.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI, XVII u. XVIII.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Ao Aorta; B,B[1] Blutzellen; BG Bildungsgewebe, d. h. mesoblastische Massen, soweit sie nicht zu Epithelien werden; Br Bronchen; Card,Car Cardinalvenen; Ch Chorda; Co,Co[2] Coelom; CoEp Epithel des Coeloms; CoW Coelomwand; D Darm; DC Ductus Cuvieri; Dr Drüsenschläuche der Vorniere und Urniere; End Endothel zwischen den Schläuchen der Urniere; Gf,Gf[1] Gefässe; GL Geschlechtsleiste; Gl Glomus; Gli Glomerulus; Hz Herz; L Leber; Lg Lunge; LpM,LpM[1] Lippenrand des Ostium abdominale tubae; LW Leibeswand; MEp Müller'sches Epithel = Epithel der Tubenfalte; MG Müller'scher Gang; Ms Mesenterium; MtB „Metanephrosblastem" der Autoren; My Myotom; NN Nebennieren; N,N[1] Nerv; Nph,Nph[1] Nephrostomen I—, Nph[2] II—, Nph[3] III Ordnung; Oes Oesophagus; RM Rückenmark; SpG Spinalganglion; Tra Trachea; UG Urnierengang; UN Urniere; UN[1] zur Metanephros-Anlage aussprossende Urniere; Urt Ureter; VE Vorder-Extremität; VG Vornierengang; VN Vorniere.

Tafel[1]) XVI.

Fig. 1a Querschnitt durch die vordere Rumpfgegend von C. b. 12 mm. Oc. I. Ob. I.

Fig. 1α,β,γ. Querschnitt durch die Vorniere und den Glomus der linken Seite von C. b. 10 mm.

Fig. 2. Ein Stück der Fig. 1a stärker (Oc. I, Ob. IV) vergrössert. Man sieht den Glomus der rechten Seite frei in dem engen Coelom liegen. Bei * ist das Coelomepithel verdickt.

Fig. 3. Ein Querschnitt aus derselben Serie (Oc. I, Ob. V). Derselbe liegt aber etwas weiter caudalwärts, so dass schon das vorderste Ende eines Drüsenschlauches (Dr) getroffen ist. Das Coelomepithel zeigt sich dorsalwärts bei * verdickt.

Fig. 4 u. 5. Zwei noch etwas weiter caudalwärts liegende Querschnitte derselben Serie (Oc. I, Ob. V). Die Drüsenschläuche sind in Fig. 5 reichlich vorhanden und beginnen sich in das Coelom herabzusenken. Bei * und ** ist auch hier das Coelomepithel verdickt. **D** bezeichnet die dorsale, **V** die ventrale Seite des Präparats.

Fig. 6. Ein Querschnitt aus derselben Serie, weiter caudalwärts liegend. Linke Seite des Präparates (Oc. I, Ob. V ausgez. Tubus).

1) C. b. bedeutet auf allen Tafeln Crocodilus biporcatus, Ch. m. Chelonia midas. Oc. und Ob. bedeutet die Nummern des betreffenden Oculars und Objectivs des Hartnack'schen Mikroskops.

V ventrale, **D** dorsale Seite des Präparates. Ein Drüsenschlauch zeigt sich bei bH blasig erweitert und enthält bei Gr spärliche Gerinnsel-Massen. Ventralwärts bahnt sich bei NA der Durchbruch des nächst hinteren Peritonealtrichters an. Bei * *, wo das Coelomepithel stark verdickt ist, befindet sich die Umschlagsfalte ins Mesenterium. Bei Gl hängt der stark gelappte Glomus weit in das Coelom herein.

Fig. 7. Die Figur entstammt derselben Serie und stellt einen Querschnitt durch den gesammten Rumpf im Niveau der Anlage der Vorder-Extremitäten dar. Sie dient zur allgemeinen Orientirung über die topographischen Verhältnisse (vgl. die allgemein gültigen Bezeichnungen) (Oc. I. Ob. I).

Fig. 8. Ein Theil (linkerseits) der vorigen Figur bei stärkerer Vergrösserung (Oc. I, Ob. IV, ausgez. Tub.). Bei Wd ist die Wand eines Drüsenschlauches, in welchen das Nephrostom Nph hineinführt, getroffen. Bei *, ** ist das Coelomepithel verdickt.

Fig. 9. Stark vergrösserter Abschnitt des Glomus eines Crocodil-Embryos von 19 mm Länge (Oc. I, Ob. IX). B Blutzellen, *,* endotheliale Auskleidung des Schlauches, † (peritonealer) Zellbelag desselben.

Fig. 10. Urniere und Glomus der rechten Seite eines Crocodil-Embryos von 12 mm Länge. Starke Vergrösserung. Bei Nph sieht man den letzten, frei ins Coelom mündenden Peritonealtrichter, dessen dorsale Lippe Sz von dem herabhängenden ventralen Glomusrand z. Th. überlagert wird. Die untere Lippe Li ist frei.

Fig. 11. Aus derselben Querschnittserie (Oc. I, Ob. IV). Rechts liegt der zweite, links der fünfte Peritonealtrichter zweiter Ordnung (Nph^2,Nph^2). Der neben dem Glomus (Gl) befindliche Hohlraum (Vz,Vz) öffnet sich kopfwärts ins Coelom.

Fig. 12. Medianwärts durch die Bahnen a und b, d. h. zwischen den Glomuslappen hindurch sich öffnender Peritonealtrichter. Linke Seite eines Querschnittes derselben Serie (Oc. I, Ob. V).

Fig. 13. Dorsalwärts gerichteter Peritonealtrichter. Auf denselben Schnitt, welcher derselben Serie angehört, wie Fig. 12, entfällt bei Nph^1 auch noch ein Trichter I. Ordnung (Oc. I, Ob. IV).

Tafel XVII.

Fig. 14 u. 15. Schnitt durch den dorsalen Coelom-Abschnitt eines Crocodil-Embryos von 19 mm. (Oc. I, Ob. V.) Bei Ls hängt eine Leiste von der dorsalen Coelomwand herab, welche die Etappenstrasse andeutet, welche der Glomus bei seiner Rückbildung resp. caudalen Wanderung genommen hat.

Fig. 16. Nephrostom I. Ordnung eines Crocodil-Embryos von 19 mm Länge (Oc. I, Ob. V). Man beachte den Epithelwechsel an dessen Mündung!

Fig. 17, 18, 19. Flächenschnitte durch den Rumpf eines circa 20 mm langen Crocodil-Embryos (Oc. I, Ob. II), um den allmählichen

Uebergang des Glomus in das System der Glomeruli zu zeigen. Fig. 17 liegt am weitesten ventral-, Fig. 19 am weitesten dorsalwärts. In voller Continuität konnte das Excretions-System der starken Körperkrümmung wegen nirgends getroffen werden, das Fehlende ist aber durch Combination der Schnitte leicht zu ergänzen.

Fig. 20. Querschnitt durch die Gegend der stärksten Entfaltung der Urniere eines Krokodil-Embryos von 12 mm Länge (Oc. I, Ob. I). Die ausserordentlich blutreiche Vorniere hängt weit ins Coelom herein; medianwärts liegt die Geschlechtsleiste Gl,Gl, dorsal von dieser die Anlage der Nebenniere NN. Bei * * schlägt sich das parietale Blatt des Bauchfells auf die Urniere um; bei MEp liegt das erhöhte Coelomepithel der Tubenfalte. Zwischen Aorta und Urniere ziehen sich bei † sympathische Elemente gegen die Nebenniere herab.

Fig. 21. Querschnitt durch den hinteren Abschnitt der linken Urniere eines 12 mm langen Crocodil-Embryos (Oc. I, Ob. IV ausgez. Tubus). Bei Urt ist das vordere Ende des Ureter sichtbar; bei * * findet der Umschlag des parietalen Peritonealblattes auf die Urniere resp. die dort liegende Tubenfalte (MEp) statt. Das † bezeichnet den Sympathicus; bei NN[1] ziehen die starken Nerven zur hinteren Extremität herab.

Fig. 22. Querschnitt durch das hinterste Ende eines 10 mm langen Crocodil-Embryos (Oc. I, Ob. V ausgez. Tubus). Bei † liegt eine Proliferationszone des Coelomepithels. Man sieht den Zusammenhang mit dem Urnierenblastem. My unteres Ende eines Myotoms am Amnion, * Umschlagsfalte desselben in die Coelomwand.

Fig. 23. Querschnitt durch das hintere Urnierenende eines Crocodil-Embryos von 12 mm (Oc. I, Ob. IV). Die Ureteren sind bei Urt, die Urnierengänge bei UG sichtbar. † Sympathicus.

Tafel XVIII.

Fig. 24. Weiter caudalwärts liegender Querschnitt aus derselben Präparaten-Serie, welcher auch die Fig. 23 entnommen ist (Oc. I, Ob. V ausgez. Tubus). UN[1] dorsalwärts zum Metanephros-Blastem auswachsendes Gewebe der Urniere. CoW Coelomwand. St Stelle, von wo aus durch Proliferation des Coelomepithels die hintersten Theile der Urniere ihre Entstehung genommen haben müssen. † Sympathicus.

Fig. 25. Querschnitt durch die Cloake derselben Serie (Oc. I, Ob. IV). UG Einmündung der Urnierengänge. Urt die mit dem medialen Rand derselben verbundenen Ureteren. † Sympathicus, Ch Chorda dorsalis, My,My Myotome, Co hinterstes Ende des Coeloms.

Fig. 26. Diese Figur zeigt den Formwechsel des Lumens der ausspros-

senden Ureteren in der Richtung von ihrem Vorderende (a) bis zu ihrer Ausmündung (h) in die Urnierengänge.

Fig. 27. Querschnitt durch die rechte Urniere von Chelone midas 25 mm (Oc. I, Ob. IV). Bei Nph^2 ist ein Trichter II. Ordnung sichtbar; bei * der Umschlag des Peritoneums auf die Tubenfalte, bei ** auf das Mesenterium.

Fig. 28. Mündung eines Peritonealtrichters von Chelone midas, 25 mm (Oc. I, Ob. IX).

Fig. 29. Lappig zerfallender Glomus (Gl) desselben Thieres; Gli Glomerulus (Oc. I, Ob. IV, ausgez. Tubus).

Fig. 30. Querschnitt durch die Urniere beider Seiten desselben Thieres. Man beachte die seriale Anordnung und die gegenseitige Abkammerung der Glomeruli (Gli) am medialen Urnierenrand.

Fig. 31. Nph^3 stark vergrössertes (Oc. I, Ob. IX) Neophrostom III. Ordnung mit Glomerulus (Gli) desselben Thieres. Bei Um erfolgt der Umschlag der Bowman'schen Kapsel auf den Glomerulus. End die von Endothel ausgekleideten, interglandulären Bluträume der Urniere Dr. Bei †* sieht man den Uebergang des Drüsenepithels in das Plattenepithel der Bowman'schen Kapsel.

Fig. 32. a—k zeigt in einer Serie von Querschnitten die Bildung des Ostium tubae mit dem Vorderende des Müller'schen Ganges eines 12 mm langen Crocodil-Embryos (Oc. I, Ob. V). In Fig. a sieht man bei * den Umschlag des parietalen Peritoneums in das viscerale, welch letzteres die Urniere UN überzieht. Durch die Falte LpM zerfällt jene dadurch erzeugte Bucht in zwei Abschnitte, einen lateralen † und einen medialen ††. Welche Art von Verschiebungen diese Bucht-Abschnitte weiter caudalwärts erfahren, geht aus einem Vergleich der Figuren b, c, d hervor. Von Fig. e an theilt sich die Bucht † nochmals in einen lateralen l† und einen medialen Schenkel ††, bis sie in Fig. g bei † wieder einfach wird. In derselben Figur ist auch der Müller'sche Gang (MG) vollkommen geschlossen; in Fig. i aber verliert derselbe bereits sein Lumen. Fig. k zeigt bei MEp nur noch das die Tubenfalte charakterisirende hohe Epithel.

Fig. 33 a und b. a zeigt die an der Bildungsstätte des Ostium abdominale tubae liegende Proliferationszone des Coelomepithels †,†. Um Umschlag des parietalen Peritoneums ins viscerale, Co Coelom, CoW Coelomwand. Fig. b zeigt eine ähnliche Proliferationszone im Gebiet der Tubenleiste bei *,††. Die Fig. a bezieht sich auf einen Embryo von Chelone midas von 13, Fig. b auf einen solchen von 25 mm Länge.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Salamandra atra.

Von

R. Wiedersheim.

Hierzu Tafel XIX.

Nach Schreibers[1]) bringt der lebendig gebärende schwarze Erdsalamander in Anpassung an äussere Verhältnisse immer nur zwei vollkommen ausgebildete, 20—22 Linien lange Junge zur Welt, die ihre ganze Entwicklung bis zum Verluste der Kiemen im Mutterleibe durchmachen und lungenathmend geboren werden. Siebold[2]) überzeugte sich von der Richtigkeit der Schreibers-schen Angabe und wies bei demselben Thier ein „Receptaculum seminis" nach. Auf letzteres hier näher einzugehen, liegt nicht in meiner Absicht, wohl aber möchte ich auf einige andere Punkte der Siebold'schen Arbeit die Aufmerksamkeit lenken, um daran die Mittheilung einiger Resultate zu knüpfen, welche ich durch eigene Untersuchungen über diesen interessanten Molch gewonnen habe.

Wie Schreibers schon beobachtet hat, treten bei Salamandra atra, wie bei dem gefleckten Erdsalamander, 40 bis 60 Eier jederseits in den Eileiter resp. Uterus ein, aber von diesen Eiern entwickelt sich in jedem der beiden Fruchthälter immer nur ein einziges, und zwar, wie Siebold ausdrücklich betont, immer nur das unterste, dem Uterusausgang zunächst liegende Ei,

1) Schreibers, Ueber die specifische Verschiedenheit des gefleckten und des schwarzen Erdsalamanders und die höchst merkwürdige, ganz eigenthümliche Fortpflanzungsweise des letzteren. Isis 1833. S. 527.

2) C. Th. Siebold, Ueber das Receptaculum seminis der weiblichen Urodelen. Zeitschr. f. wissenschaft. Zool. IX. Bd. 1858.

während die übrigen Eier zu einer gemeinschaftlichen Dottermasse zusammenfliessen. Hat der Embryo sein eigenes Dottermaterial aufgebraucht, so eignet er sich die übrige Dotterflüssigkeit des Uterus durch Verschlucken und Verdauung ebenfalls an, und ist dadurch im Stande, alle Entwicklungsstadien der Urodelenbrut bis zur vollständigen Entwicklung eines Landsalamanders im Mutterleibe durchzumachen. Wenn nun schon hierin den übrigen einheimischen Urodelen gegenüber ein bemerkenswerther Unterschied besteht, so steigert und erklärt sich aber auch zugleich derselbe dadurch, dass bei Salamandra atra nicht nur einmal, sondern mehrmals im Laufe eines Jahres die Geschlechtsfunction eintritt. Mit anderen Worten: der Eintritt der oben erwähnten grossen Zahl von Eiern in den Oviduct erfolgt mehreremals vom Frühjahr bis tief in den Sommer hinein, eine Copulation aber findet nur einmal und zwar im Frühjahr statt. In Folge dessen müssen, wie Siebold[1]) annimmt, die Spermatozoën in dem Receptaculum seminis des Weibchens lange Zeit lebendig bleiben, um bei einem späteren Eischub ihre befruchtende Function erfüllen zu können.

Ueber den letztgenannten Punkt besitze ich selbst keine Erfahrungen, wohl aber habe ich dem schwarzen Erdsalamander schon seit einer langen Reihe von Jahren, und zwar zu den verschiedensten Jahreszeiten, in anderer Beziehung meine Aufmerksamkeit geschenkt.

Nachdem ich mich von der Richtigkeit der Schreibers-Siebold'schen Angaben bezüglich der Ernährungsverhältnisse des Embryos überzeugt hatte, suchte ich die Frage nach den physiologischen Bedingungen, unter welchen der Stoffwechsel stattfindet, zu lösen. Vor Allem interessirte es mich, die Respirationsverhältnisse zu ergründen, denn ich konnte mir nicht erklären, wie der mit ausserordentlich langen Kiemenbüscheln ausgestattete Fötus in jenem aus den Zerfallsproducten der Geschwister-Eier hervorgehenden, detritusartigen Brei zum Genuss von Sauerstoff kommen sollte. Um mir hierüber Klarheit zu

1) Czermak (Beiträge zur Anatomie u. Physiologie des schwarzen Salamanders. Medicin. Jahrb. des österreich. Staates. Bd. 45. Wien 1843, S. 5) war schon 15 Jahre vor Siebold zu denselben Ansichten gelangt, die sich, wie man sieht, als vollständig richtig herausgestellt haben.

verschaffen, liess ich mir im Juni dieses Jahres aus Gaschurn in Vorarlberg gegen 200 Exemplare von Salamandra atra schicken, unterwarf den Uterus der unter denselben befindlichen 38 trächtigen Weibchen einer sorgfältigen Prüfung, und will nun im Folgenden die gewonnenen Resultate kurz zusammenstellen.

Zunächst habe ich Siebold's Meinung, als ob immer nur zwei Embryonen zur Entwicklung kommen, dahin zu berichtigen, dass ich in einem Fall drei, in einem zweiten Fall sogar vier Junge antraf. Im letzteren Falle lag ein älterer und ein jüngerer Embryo je auf einer Seite[1]), im ersteren Fall constatirte ich einen kleineren Embryo links, zwei grössere rechts im Uterus. Dies waren allerdings die einzigen Ausnahmen.

Abgestorbenen Embryonen begegnete ich zweimal, und auch Siebold (l. c. pag. 469) scheint derartige Beobachtungen bereits gemacht zu haben, wenn er von „Monstra“ oder „missgestalteten Embryonen“ spricht. Im Uebrigen traf ich die allerverschiedensten Entwicklungsstadien, bald ganz junge, nur wenige Milimeter messende, bald halb-, bald ganz reife Früchte; wieder in anderen Fällen war der Uterus collabirt und das eben (in der Gefangenschaft) geborene Junge lag neben dem Mutterthier. Kurz, das Material war ein so vollständiges, wie ich es mir zur Lösung der oben erwähnten Frage nur wünschen konnte.

Ich ging nun so vor, dass ich die Thiere in einer Sublimatlösung tödtete, hierauf den trächtigen Uterus mit dem proximal anhängenden Oviduct ausschnitt. Zu meinem Erstaunen war der Embryo jedesmal, auch wenn das Mutterthier 10 Minuten und länger in der giftigen Lösung gelegen hatte, noch lebendig und schwamm, ins Wasser gesetzt, munter umher. Offenbar ist also das distale Uterusende hermetisch abgeschlossen, so dass von der Kloake aus keine Flüssigkeit einzudringen vermag.

Nach dieser Erfahrung blieb mir nichts anderes übrig, als den isolirten Uterus selbst noch einmal durch einen vorsichtig geführten kleinen Schnitt zu öffnen, um so Eibrei, Embryo und Mucosa uteri in situ conserviren zu können.

Fertigt man nun Serienschnitte an, so thut man gut, damit

---

1) Einer der grösseren Embryonen war vollkommen albinotisch und besass nur am Epiphysenende des Gehirns (Parietalorgan) eine Ansammlung von schwarzem Pigment.

circa einen Centimeter proximalwärts vom Uterus, also noch im Gebiet des eigentlichen Oviductes, zu beginnen. Wie schon bei der Präparation des frischen, ausserordentlich blutreichen Organes nicht anders zu erwarten war, fallen bei der Durchmusterung der Querschnitte zunächst die zahlreichen Gefäss-Lumina ins Auge, welche zwischen Serosa und Muskelwand des ganzen Genitaltractus verlaufen (Fig. 5, 7 bei G, G). Die Muskelwand ist zweischichtig und besteht aus einem äusseren Längs- und einem inneren circulären Stratum (Fig. 1, M^1, M).

Im Bereich des Oviductes (Fig. 1) erscheinen beide Schichten viel dicker und zugleich deutlicher von einander abgegrenzt, als weiter distalwärts, wo es in Folge der extremen Ausdehnung der ganzen Wand des Fruchtsackes oft nur noch schwer gelingt, die einzelnen Muskelelemente überhaupt zur Anschauung zu bringen. Ich kann mir dies nur so erklären, dass neben der Zerrung und Dehnung eine theilweise Rückbildung des Muskelgewebes stattfindet.

Auf das Muskelstratum folgt weiter nach einwärts eine lockere Submucosa und darauf endlich die Mucosa selbst. Letztere ist zu zahlreichen, zum grossen Theil baumartig verzweigten Längsfalten [1]) (Fig. 5) erhoben, welche im Oviduct häufig bis zum Centrum des Canallumens vordringen, im Fruchtsack aber, proportional seiner Ausdehnung, an Höhe bedeutend abnehmen oder auch stellenweise ganz verstreichen. Stets handelt es sich dabei, wie dies ja auch in anderen Organsystemen der Fall ist, um eine Oberflächenvergrösserung und die Bedeutung einer solchen liegt, wie man gleich sehen wird, kaum irgendwo anders so klar zu Tage, wie hier.

Was nun den feineren Bau der Schleimhaut anbelangt, so nahm derselbe gleich von Anfang an mein Interesse in ganz besonderem Maasse in Anspruch und es ist mir, wie ich glaube, auch gelungen, über alle Details ins Reine zu kommen.

Wenige Millimeter proximalwärts vom eigentlichen Beginn des Fruchtsackes, also noch im Bereich der weit einspringenden Schleimhautfalten, trifft man ein helles hohes Epithel, dessen Ele-

1) Die Falten stehen häufig durch Querbrücken miteinander in Verbindung und schliessen so Hohlräume ein, welche an den Querschnitt von Schlauchdrüsen erinnern.

mente eine sehr wechselnde Gestalt besitzen. Letztere ist, wie man unschwer erkennt, im Allgemeinen auf mechanische Umstände, auf Druck und Gegendruck, auf Einklemmung und Dehnung zurückzuführen (Fig. 1, Ep).

Immerhin kann man die Grundform der einzelnen Zelle als eine *cylindrische* oder *pallisadenförmige* bezeichnen (Fig. 6, pa). Der grosse runde Kern hebt sich stets deutlich von dem Protoplasma ab und allerorts begegnet man Mitosen (Fig. 1, 6, mt).

Der freie Zellrand, welcher häufig vorgebuckelt oder auch in eine oder mehrere Spitzen (Fig. 1, 6, Sp) ausgezogen und offenbar amoeboider Bewegungen fähig ist, trägt einen kurzen, zarten und dichten Wimpersaum, *welcher sich über alle die soeben erwähnten Unebenheiten des freien Zellrandes hinweg erstreckt.*

Das Centrum je einer Falte und ihrer Seitenausläufer nimmt ein Hohlraum ein, dessen lymphoider Charakter deutlich zu Tage tritt. Er steht mit dem submucösen Lager in directem Zusammenhang und hier wie dort wird derselbe von einem zarten adenoiden Balkenwerk durchzogen, dessen Maschen von Tausenden von *Leukocyten* erfüllt sind (Fig. 1, 2, 4a). Diese sind ebenfalls in reichlicherer Vermehrung begriffen, und zwar beobachtet man nicht nur Mitosen (Fig. 1 *), sondern auch Knospungen (Fig. 1 **); bei † der Fig. 1 sieht man sogar eine hufeisenartige Gabelung, wovon sich je ein Schenkel in einen Intercellular-Raum einschiebt.

Die Einwanderung von Leukocyten in die Intercellular-Räume bildet überhaupt die Regel und sie findet in dem betreffenden Abschnitt des Genitaltractus so massenhaft statt, dass man häufig im ganzen Sehfeld nicht einen einzigen Intercellular-Raum des Mucosa-Epithels frei von Leukocyten trifft. Dabei kann man den Process der Einwanderung in allen seinen Phasen und in Folge davon alle möglichen Zustände der einzelnen Leukocyten, von der kugeligen und keulenförmigen bis zur wurst- oder wurmartig gestreckten Form unterscheiden (Fig. 1, LL). Solche abgeplattete und langgestreckte Leukocyten trifft man übrigens auch schon vor ihrer Einwanderung in die Mucosa im Centrum der Schleimhautfalten, denn auch hier handelt es sich schon um dieselben Anpassungsverhältnisse an die Umgebung (Fig. 1, L^2, L^3).

Fig. 2 stellt einen Flächenschnitt durch das Stück einer

Schleimhautfalte dar und man sieht hier, wie die an den Rändern z. Th. im Profil getroffenen Epithelzellen (Ep) von den Leukocyten L, L[1] förmlich eingemauert werden, und wie im Centrum immer neue Schaaren derselben nachrücken.

An vielen Stellen sieht man die weissen Blutzellen den Epithelrand kuppenartig überragen und den Epithelkitt wie eine zarte Glashaut vorbauchen (Fig. 1, **, ††), nie aber ist es mir geglückt, den Durchtritt derselben bis zu seinem Ende zu verfolgen. Entweder geschieht dies erst in einem späteren Stadium[1]), oder geht der Eintritt ins Lumen, wie dies bekanntlich auch bei andern Schleimhäuten schon beobachtet worden ist, blitzschnell vorbei. Mag sich dies nun so oder so verhalten, jedenfalls ist dabei auch ein anderer Umstand in Betracht zu ziehen, ich meine die durch die Eröffnung der Intercellular-Räume gesetzte Lockerung, beziehungsweise auch Formänderung des Epithels. Inwiefern aber letztere von Bedeutung ist, werde ich später zu zeigen Gelegenheit haben. Für jetzt will ich nur noch bemerken, dass in diesem Abschnitte des Genitalrohres neben den weissen auch freie rothe Blutzellen in der Submucosa getroffen werden, bald reichlicher, bald spärlicher, immer aber in der Rückbildung begriffen, oder auch schon krümelig zerfallen. Der Kern, begierig Farbe aufnehmend, ist in der Regel noch intact, der Zellleib aber verschiedenartig zerrissen, an seinen Rändern ausgezackt, geschrumpft (Fig. 1, R, R, Rz). Bei Lz sieht man auch ein weisses Blutkörperchen in Auflösung begriffen.

Bei älteren Entwicklungsstadien (Embryo von 15 mm) trifft man in dem an den Fruchtsack stossenden Oviductabschnitt etwas andere Verhältnisse. Erstens ist der Flimmerbesatz geschwunden; der freie Zellrand trägt jetzt nur eine glashelle Cuticularkappe, und die Leukocyten sind auf das Innere der Schleimhautfalten beschränkt[2]), dringen also nicht zwischen die Epithelien ein. Zweitens erfolgt in diesem Stadium bereits auch im Oviduct eine gewaltige Invasion von rothen Blutzellen, sowie eine Zerreissung

---

1) Der Embryo des Stadiums, auf welches sich die Abbildungen beziehen, maass 4,5 mm.

2) Da und dort begegnet man auch in der Submucosa ausgedehnten Leukocyten-Nestern, welche sich, ähnlich den Peyer'schen Plaques des Sängethierdarms, bandartig weit in der Wand des Fruchtsackes hinaberstrecken.

des Epithels mit allen ihren Folgezuständen, wie ich dieselben bei der Schilderung des Fruchtsackes darlegen will.

In andern Fällen, wo das Junge eben geboren war, begegnete ich in dem betreffenden Abschnitt des Genitalrohres wieder den in den Intercellular-Räumen steckenden Leukocyten.

Ich wende mich nun zur Betrachtung des eigentlichen Fruchtsackes („Uterus").

Dass hier die Längsfalten niedriger werden und an vielen Stellen ganz verstreichen, habe ich oben schon erwähnt, ich füge aber jetzt noch hinzu, dass sich die muskulöse und fibröse Schicht der Fruchtsackwandung auf der Höhe der Schwangerschaft so ausserordentlich verdünnt, dass dieselbe an Dicke kaum die Hälfte der Mucosa erreicht. Von einer durch active Muskelkraft des Uterus erfolgenden Ausstossung des Fötus kann also nicht wohl die Rede sein und man ist zu der Annahme gezwungen, dass jener sich seinen Weg bei der Geburt selber bahnt.

Im proximalen Abschnitt des Fruchtsackes bleibt der Epithelcharacter anfangs ganz derselbe, auch persistiren die nach wie vor massenhaft in die Mucosa vordringenden Leukocyten. Etwas weiter nach hinten zu aber werden dieselben immer spärlicher und zugleich verliert sich der epitheliale Wimpersaum. Die vorher hellen Zellen nehmen eine etwas trübere Beschaffenheit an und zeigen an ihrem freien Rand nie mehr jene Spitzchen und Höckerchen (vergl. Fig. 1 mit Fig. 3 und 4). Die wichtigste Aenderung aber beruht darauf, dass jetzt ganze Schaaren von rothen Blutzellen in das von den Leukocyten zuvor ausgenagte Maschenwerk der Submucosa und in die damit zusammenhängenden Schleimhautfalten eindringen. Das Innere der letzteren sieht ebenfalls aus wie zerrissen oder, wie ich mich bereits ausgedrückt habe, wie ausgenagt (Fig. 4, b und c). Die Blutzellen liegen zuweilen (Fig. 3, R, Fig. 5, 7 bei R) in förmlichen Nestern zusammen, häufiger aber trifft man sie in kleineren Paketen oder auch nur einzeln an. Dabei zeigen sie sich nur selten noch intact, viel häufiger sind sie in Schrumpfung und im Zerfall begriffen. An vielen Stellen platten sie sich gegenseitig ab (Fig. 3, 4, 5 bei R) und verlieren ihre Kerne. Letztere (Fig. 3, k) liegen dann entweder dicht neben dem Zellleib (Fig. 3^{P}), oder ist letzterer allein übrig geblieben (Fig. 4 b bei ††).

Die rothen, freiliegenden Blutzellen[1]) erfüllen sämmtliche Gewebe so dicht, dass man kaum irgendwo in einem Schnitt eine Lücke oder einen Spaltraum findet, der nicht von ihnen besetzt würde (Fig. 3—7, R, R¹). Allein sie beschränken sich nicht auf die Submucosa, sondern dringen massenhaft gegen das Epithel der Schleimhaut vor, bringen letzteres an vielen Stellen zum Schwund, brechen durch und gelangen in das Cavum uteri, um hier, in immer kleinere Kügelchen (Fig. 3, R¹, R², Fig. 5, R¹) zerfallend, sich dem Eibrei beizumischen. Letzterer hebt sich bei Pikrinfärbung (Fig. 7, Do) durch seine lebhaft schwefelgelbe Farbe scharf von den dunkler (braunroth bis schwarz) gefärbten Zerfallsproducten der rothen Blutkörper ab (Fig. 7, R¹). Es lag mir nun viel daran, die feineren Vorgänge, welche sich bei diesem Bluterguss in die Höhle der Gebärmutter abspielen, kennen zu lernen, und was ich dabei beobachtet habe, ist Folgendes.

Die im Falten-Innern emporsteigenden Blutzellen, resp. ihre Theilstücke, dringen in der Regel gleich bis zum freien Umschlagsrand der Falte empor, oder aber machen sie unterwegs schon Halt, stauen sich und bauchen die Seitenwand der Falte hinaus (Fig. 4 a bei † und 4 b bei ††). In beiden Fällen sammeln sie sich an den betreffenden Stellen an und ballen sich, unter gegenseitiger Abplattung, zusammen (Fig. 1—3, 5). Zugleich bildet sich in ihrer Umgebung ein (wahrscheinlich von Flüssigkeit erfüllter) Hohlraum (Fig. 3, 4, a und c, LR) aus, und nun reagiren die den freien Faltenrand besetzenden Epithelzellen auf den so gesetzten Reiz in dreierlei verschiedener Weise. Entweder — und diesen Process beobachtet man weitaus am häufigsten — collabiren sie, bersten und zerfallen in detritusartige Massen (Fig. 3, 4 a, 5, 7, bei Det), oder aber sie quellen, blähen sich auf, gewinnen gleichsam ein hydropisches Aussehen (Fig. 3 bei †) und gehen dann erst zu Grunde. Die dritte Möglichkeit endlich ist die, dass die zu oberst auf der Faltenkuppe liegenden Zellen, sowie die zwischen ihnen liegende intercelluläre Kittsubstanz (Fig. 4 c bei *) mehr und mehr (Fig. 4 b bei †) ausgedehnt wird,

---

1) Zuweilen dringen auch Capillaren bis unmittelbar gegen die Mucosa vor (Fig. 3 CapG); später wird ihre Wand, wahrscheinlich unter dem Einfluss der Leukocyten, eingeschmolzen und die Blutzellen werden frei.

bis endlich das Maximum der elastischen Spannung erreicht ist und der Einriss erfolgt[1]). So wird auf verschiedene Weise stets derselbe Zweck erreicht, d. h. die Sprengung der Mucosa. Ist diese erfolgt, so mischen sich die Blutzellen dem Eibrei bei und dienen so als Sauerstoffträger für die Respiration[2]). In diesem Blut-Eibrei baden sich die langen, fiederförmigen Kiemenbüschel des Embryo, deren epitheliale Wandung zumal in den letzten (feinsten) Verästelungen so ungemein zart ist, dass es oft nur schwer gelingt, dieselbe nachzuweisen. In solchen Fällen bekommt man dann den Eindruck, als wären die inliegenden Blutzellen von gar keiner weiteren Hülle mehr umschlossen und lägen frei zu Tage. Dem ist aber natürlich nicht so, jedenfalls aber liegen die Verhältnisse für einen Gasaustausch so günstig als möglich[3]).

In jener sauerstoffreichen und zugleich ausserordentlich nahrhaften Materie schwimmt nun der Embryo, athmend und zugleich activ Nahrung aufnehmend, fressend. Dabei trifft man nicht nur seinen ganzen Vorderdarm, sondern häufig auch die Nasenhöhlen und die Lungen mit Nahrungsbrei prall angefüllt. Wenn dann der Eibrei beim Heranwachsen des Thieres allmählich verbraucht wird, so bleiben immer die letzten Spuren davon im Bereich der Kiemen erhalten und verkleben diese mit der Hautoberfläche des Thieres. Eine Aufnahme von geformten Elementen des Eibreis seitens der Kiemen, kann ich mit Sicherheit ausschliessen, stets war das Innere der Kiemenbüschel ganz wasserhell und schloss nichts ein, als Gallertgewebe, spärliche Leukocyten und zahlreiche, der Wand dicht angelagerte, die Epithelzellen oft zur Seite drängende, blutgefüllte Capillaren. Auch eine Aufnahme geformter Dotterelemente durch die äussere Haut vermochte ich

1) Die Möglichkeit, dass bei der Zertrümmerung der Mucosa-Epithelien die Leukocyten eine vorbereitende Rolle spielen, habe ich oben schon hervorgehoben; ich möchte aber fast annehmen, dass hierbei auch die excessive Dehnung und Spannung der Uteruswand ein weiteres praedisponirendes Moment abgiebt.

2) Schon in dem Moment, wo die rothen Blutzellen im Niveau des Epithelrandes der Mucosa ankommen, vermögen sie durch Contactwirkung mit dem den Embryo umspülenden Fluidum die Respiration desselben zu beeinflussen.

3) Ein Flimmerepithelium habe ich auf den Kiemenbüscheln nicht wahrgenommen.

nirgends, auch nicht bei den jüngsten mir zu Gebote stehenden Embryonen von 3 mm Länge, nachzuweisen. Dieser Befund schliesst aber natürlich endosmotische und exosmotische Vorgänge nicht aus und solche mögen mit dem Gasaustausch Hand in Hand gehen.

Im Darmcanal fanden sich nur äusserst spärliche, gerinnselartige oder feinkörnige, oft wie Staubpartikelchen aussehende Massen, die das Lumen nie ganz erfüllten und die überhaupt nur selten von Strecke zu Strecke auftraten.

Es sind kaum nennenswerthe Ueberreste des Verdauungsprocesses, die vielleicht in weiter caudalwärts liegenden Darmabschnitten auch noch assimilirt worden wären[1]).

Von eigentlichen Fäcalmassen ist nirgends eine Spur aufzufinden und der Stoffwechsel scheint also derartig zu verlaufen, dass die gesammte Masse der eingeführten Nahrung so gut wie ganz zur Resorption gelangt, dass also, wenn der Ausdruck erlaubt ist, die Rechnung fast ganz aufgeht. Dass aber auch Stoffe der regressiven Metamorphose nicht gänzlich fehlen, beweist schon das Auftreten einer Vor-[2]) und später einer Urniere. Der Embryo wird also durch seine Cloake Harn entleeren und dieser wird sich dem umgebenden Blut-Eibrei beimischen, ohne dass ich etwas Weiteres darüber anzugeben wüsste. In Fällen, wo der Embryo mit dem Beckenende gegen die Cloake des Mutterthieres schaut, liegt der Gedanke, dass er dort abfliessen werde, allein die umgekehrte Lage des Fötus ist mindestens ebenso häufig.

Nach dieser Abschweifung wende ich mich zur Betrachtung der Uterus-Schleimhaut zurück und constatire zunächst, dass sich dieselbe bezüglich der Berstung des Epithels in ihrer ganzen Ausdehnung ganz gleich verhält. Erst am distalen Ende des Uterus, wo die Spannung nachlässt, springen die Falten, von intactem Epithel überzogen, allmählich wieder weiter ins Lumen vor und das Ganze gewinnt wieder ein mehr oviductartiges Gepräge.

Das Einreissen des Epithels, die Zertrümmerung desselben durch die andringenden rothen Blutzellen, steigert sich nun immer mehr gegen die Geburt hin, bis schliesslich der grössere Theil

---

1) Jene Stoffe zeigen eine ganz andere Farbenreaction, als der Inhalt des Magens.

2) Jederseits liegen zwei Nephrostomen.

der Schleimhaut eine Abstossung erfährt, wie dies auf den Figuren 5 und 7 dargestellt ist. Man ersieht aus denselben, dass nicht allein (Fig. 5, bei **) das Mucosa-Epithel, sondern auch der ganze freie Faltenrand verloren gehen kann (Fig. 5, bei †). An derartigen Stellen eines ausgedehnteren Substanzverlustes liegt dann die Submucosa des Fruchtsackes, dessen Wand ich auf der genannten Figur mit WFS bezeichnet habe, auf eine grössere oder kleinere Strecke frei zu Tage (vergl. auch Fig. 7 bei Sbm).

Fig. 7, welche bei starker Vergrösserung gezeichnet ist, lässt erkennen, wie gross die Verheerungen sind, welche durch jenen Einschmelzungsprocess im Bereich der Uteruswand hervorgerufen werden. Jede Regelmässigkeit in der Schichtung ist verwischt, die Muskulatur ist zum allergrössten Theil geschwunden oder in Rückbildung begriffen; die Schleimhaut zeigt sich nur bei E p noch erhalten, im Uebrigen ist sie zerstört, und an ihrer Stelle liegen ganze Haufen von abgestossenen und zerfallenden Epithelien, rothen und weissen Blutzellen, und dem allgemeinen Detritus mischt sich auch noch der Dotter der Geschwister-Eier bei (Do).

Durch diese tiefeingreifenden Vorgänge werden selbstverständlich immer mehr Capillaren aufgeschlossen und, je mehr nun das Material der Nahrungseier verbraucht wird und sich seinem Ende nähert, um so mehr tritt die Mutter durch Beisteuerung von Blut, Lymphe und zerfallenden Epithelien für den Verlust ein.

Bei Thieren, bei welchen der noch stark ausgedehnte Fruchtsack erkennen liess, dass sie vor nicht langer Zeit geboren haben mussten, erscheint die Zahl der eingerissenen Mucosabezirke nicht mehr so bedeutend und Alles weist bereits auf eine Neubildung der Schleimhaut hin. Diese Neubildung im Einzelnen zu verfolgen habe ich keine Gelegenheit gehabt, es kann aber kein Zweifel darüber bestehen, dass dieselbe durch Nachschub von den seitlichen intacten Mucosastellen aus geschieht.

Ich brauche wohl kaum erst darauf hinzuweisen, dass der geschilderte Prozess ganz an jene Vorgänge erinnert, wie sie sich an der Mucosa des menstruirenden Säugethier-Uterus abspielen. Selbstverständlich aber habe ich dabei nur den morphologischen Gesichtspunkt im Auge. In physiologischer Beziehung liegen die Unterschiede klar zu Tage. Auch die Abstossung und

Neubildung der Uterusschleimhaut, wie sie sich bei Säugethieren und dem Menschen post partum vollzieht, kann zum Vergleiche herbeigezogen werden. Hier wie dort kann man von einer Decidua-Bildung und von einer Betheiligung des mütterlichen Blutsystems bei der Ernährung und dem Respirationsprocess des Embryo sprechen.

Allerdings bestehen in den Mitteln und Wegen grosse Abweichungen, denn derselbe physiologische Zweck wird, wie wir sehen, auf ganz verschiedenen Bahnen erreicht[1]).

Nachdem ich einmal diese interessanten Befunde bei dem schwarzen Landsalamander gemacht hatte, lag für mich der Gedanke sehr nahe, auch den gefleckten Landsalamander während seiner Fortpflanzungsperiode einer Untersuchung zu unterwerfen. Ich habe dies auch ausgeführt und bin dabei zu dem Resultate gekommen, dass sich in der Schleimhaut des Fruchtsackes hier ganz ähnliche Prozesse abspielen, wie ich sie im Vorstehenden von Salamandra atra geschildert habe. Ich will desshalb hier nicht weiter darauf eingehen, wohl aber noch einer Arbeit R. Stüve's[2]) Erwähnung thun, welche im vorigen Jahre aus dem zoologischen Institut zu Tübingen hervorgegangen ist. Der Verfasser kommt am Schluss seines Aufsatzes u. a. auch auf den Eileiter einer trächtigen Salamandra maculata und auf den grossen Blutreichthum desselben zu sprechen. Dabei ist ihm nicht entgangen, dass rothe Blutkörperchen „aus den Gefässen in das umgebende Bindegewebe übergetreten waren“. Strüve fährt dann wörtlich folgendermaassen fort: „Dieselben

1) F. Stuhlmann hat in seiner interessanten Arbeit „Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter“ (Zoarces viviparus Cuv.), Abhandl. aus dem Gebiete der Naturwissenschaften Bd. X, Hamburg 1887) auf die Ernährungsverhältnisse der in einem Blutraume des mütterlichen Ovariums schwimmenden Embryonen der Aalmutter aufmerksam gemacht, und dabei mitgetheilt, dass dieselben Schluckbewegungen ausführen und sich so die trübe seröse Ovarialflüssigkeit mit den darin suspendirten rothen und weissen Blutzellen aneignen. Man sieht, dass hier derselbe Zweck wieder auf andere Art erreicht ist und Aehnliches scheint auch bei andern Fischen (Clinus, Cristiceps australis etc.) vorzukommen.

2) R. Stüve, Beitrag zur Kenntniss des Baues der Eileiterdrüsen bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXIV. 1889.

(sc. die Blutkörperchen) befanden sich oft dicht an der inneren Oberfläche des Eileiters und waren kaum von einigen Bindegewebsfasern überzogen, so dass es den Anschein hatte, als ob sie im Begriffe ständen, auszuwandern. Sehr wahrscheinlich sind die in Fig. 7 bei V abgebildeten Lücken durch den Austritt von Blutkörperchen entstanden."

Diesen Satz kann ich nun auf Grund eigener Erfahrungen seines hypothetischen Characters entkleiden und aussprechen, dass Strüve ganz auf der richtigen Fährte war, und dasselbe gilt auch bezüglich seiner Vermuthung (— seine Worte sind: „man könnte daran denken" —), dass die auswandernden Blutzellen „vielleicht zur Ernährung der Embryonen beitrügen". Ganz unverständlich ist mir aber der folgende Satz: „wahrscheinlicher indessen scheint es zu sein, dass der Vorgang mit der Erneuerung des Epithels im Eileiter in Beziehung zu bringen ist. An der Stelle nämlich, wo sich die ausgewanderten Blutkörperchen vornehmlich fanden, war so gut wie kein Epithel im Eileiter vorhanden." Zum Schlusse weist der Verfasser noch auf die Beziehungen zur Menstruation der Säugethiere hin.

Man sieht also, dass Stüve im Allgemeinen richtig gesehen, dass er aber seine Beobachtungen nicht richtig zu deuten und bis zur Erlangung einer befriedigenden Einsicht in den wahren Sachverhalt zu vertiefen vermocht hat.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIX.

Fig. 1. Falte der Mucosa des distalen Oviduct-Endes von Salamandra atra (starke Vergrösserung). Ep Epithelien mit Spitzchen (Sp) und Höckerchen am freien Rande, Wh Wimperbesatz derselben, *,mt Mitosen, L, L^1, L^2, L^3 Leukocyten zwischen den Epithelien, bei † und * * in Theilung begriffen. Lz zerfallender Leukocyt. R,R rothe Blutkörperchen, bei Rz im Zerfall begriffen. M Ring-, M^1 Längsmuskel-Stratum, Ser Serosa.

Fig. 2. Flächenschnitt durch eine Mucosafalte. Ep Epithelien, L, L^1 Leukocyten, z. Th. noch in der Tiefe liegend.

Fig. 3. Zwei Falten der Mucosa uteri. CapG Capillargefäss, LR Lymphraum, in welchem ein Paket rother Blutkörperchen (R) liegt.

R freie rothe Blutzellen, K Kern-, P Zellleib derselben, R^1,R^2 Blutzellen, welche nach ihrem Eintritt in das Cavum uteri in kleinere Stücke zerfallen. Det,* Detritus (zerfallende Epithelzelle), †,†† gequollene Epithelzellen auf der Höhe der Schleimhautfalte, L Leukocyten.

Fig. 4 a, b, c. Drei freie Enden von Schleimhautfalten des Uterus. R,R^1 rothe Blutzellen in einem Hohlraum (LR) liegend und im Begriff, das Epithel zu durchbrechen. Letzteres ist an den betreffenden Stellen, bei †,††, und bei * stark vorgebaucht und in regressiver Metamorphose begriffen. In Fig. a ist der Durchbruch bereits erfolgt, neben den Theilstücken rother Blutzellen R^1 liegt eine detritusartige Masse (Det); bei ZW ist der Zerfall des Epithels in vollem Gange. L,L Leukocyten. Das Innere der Schleimhautfalten sieht wie zernagt aus.

Fig. 5. Grösseres Stück der Mucosa uteri (schwache Vergrösserung). WFS äussere Wandung des Fruchtsackes, nach innen von der stellenweise eingerissenen und zu Grunde gegangenen (vgl. die Stellen bei *, *, †) Mucosa überkleidet. Bei †,† sind auch die freien Faltenränder corrodirt. R' zerfallende rothe Blutzellen im Cavum uteri, RR rothe Blutzellen, welche noch in der Uteruswand liegen. Det Detritus = zerfallende Epithelien der Mucosa, G,G Querschnitte von Blutgefässen.

Fig. 6. Stark vergrössertes Epithel aus dem obersten, proximalen Abschnitt des Uterus. Sp Spitzchen am freien Zellrand, pal pallisadenförmige Zellen, mt Mitosen.

Fig. 7. Eingeschmolzene Mucosa uteri (starke Vergröss.). G,G Querschnitte von Gefässen. Ep erhaltener Epithelrest, R rothe Blutzellen in Schrumpfung und im Zerfall begriffen, R^1 Theilstücke derselben im Cavum uteri, Det Detritus (zerfallene Epithelien), Do Dotterbrei, Sbm frei liegende Submucosa, über welcher das Epithel bereits eingeschmolzen ist.

Zur Lehre über das Nervensystem des Herzens.

Von

Stud. med. Tumänzew und **Prof. Joh. Dogiel.**

Hierzu Tafel XX, XXI und XXII.

Obgleich es feststeht, dass die Thätigkeit des Herzens von seinem Bau abhängt, und schon viele gelehrte Arbeiten, welche die Erforschung der Herzstructur zum Zweck hatten, vorliegen, so ist doch noch Vieles sowohl im Bau wie in der Thätigkeit dieses für das Leben so wichtigen Organs unaufgeklärt geblieben. Der Schwierigkeiten wegen, welche solchen Untersuchungen sich entgegenstellen, gelingt es nur ganz allmählich neue Thatsachen zur Lösung dieser für die Anatomie, Physiologie und Pathologie gleich interessanten Frage herbeizuschaffen. Jedoch durch fleissiges Sammeln von nöthigem Material durch neue Beiträge, welche durchaus nicht grundlegend zu sein brauchen, lässt sich vielleicht in der Zukunft wie aus Bausteinen ein solides Gebäude aufführen, so dass uns auch dieses Geheimniss offenbar wird. Der langsame Fortschritt in dieser Richtung ist sowohl durch die Complicirtheit der Aufgabe, wie durch die dem menschlichen Denkvermögen gesetzten Schranken bedingt, kann uns also nicht auffallen. Wohl aber müssen wir uns wundern, wenn einige Untersucher nicht die ganze Literatur der Frage berücksichtigen oder sogar, wie es scheint, vorsätzlich ignoriren. Diese Erscheinung lässt sich wahrscheinlich dadurch erklären, dass manche Menschen bei ihren Untersuchungen von irgend einer Idee so eingenommen werden, dass sie unwillkürlich das früher Bekannte gar nicht beachten. Dagegen bleibt uns aber ganz unverständlich, wie Gelehrte, die Handbücher über die Anatomie und Physiologie des Herzens zu schreiben übernehmen, wissenschaftliche Thatsachen entstellen oder verschweigen können. Folgende Thatsachen sollen das beweisen.

Beseelt von der Idee, dass im Herzen die Erregung zur Contraction von einer Muskelzelle zur anderen übergeht („j'ai émis la présomption que l'excitation se propage dans la substance musculaire du coeur non pas au moyen de nerfs, mais communication directe d'une cellule musculaire à l'autre"), giebt Th. W. Engelmann (1) an, dass diese Voraussetzung durch das Fehlen von Nerven und Muskelzellen im Herzventrikel zur Gewissheit wird („Tous ceux qui ont étudié la structure intime du muscle ventriculaire savent que, sur la plupart des points, il est impossible de découvrir, même avec les excellentes methodes dont on dispose aujourd'hui, une fibrille nerveuse ou n'importe quel autre élément nerveux"). Zur Bekräftigung dessen, dass die Herzmuskulatur ohne Nerventheilnahme sich contrahiren kann, führt Engelmann (2) an, dass an den Harnleitern peristaltische Bewegungen zur Beobachtung gelangen, obwohl dort keine Nervenzellen vorkämen („dass die peristaltische und antiperistaltische Bewegung der Ureteren ohne Mitwirkung von Ganglienzellen zu Stande kommen kann", und weiter „das peristaltische und antiperistaltische Fortschreiten der Bewegung kommt dadurch zu Stande, dass die Erregung ohne Vermittelung von Ganglienzellen und Nervenfasern direct von Muskelzelle auf Muskelzelle fortgepflanzt wird").

Nun hat aber doch schon Alex. Dogiel (3) gezeigt, „dass die Ganglien nicht nur am unteren Theile der Ureteren liegen, wie Engelmann behauptet, sondern auch am oberen". Ferner hat Prof. Joh. Dogiel (4) gefunden, dass an der Atrioventriculargrenze die nn. cardiaci bedeutend verdickt erscheinen und von ihnen dünne Nervenzweige zwischen den Vorhöfen und den Ventrikel abgehen. Etwas tiefer, dicht unter den Klappen, zerfallen diese Nervenverdickungen in einzelne Nervenbündel (2—4), welche, längs den Strängen von Bindegewebe und elastischen Fasern, die mit den Klappen in Verbindung stehen (chordae tendineae), verlaufend, zur inneren Ventrikelfläche treten und hier, unter dem Endocardepithel zwischen den Trabekeln einzelne Muskelbündel umstrickend und sich verzweigend, in Form feiner Fäden bis zur Herzspitze ziehen. Ausserdem hat Joh. Dogiel Gruppen von Nervenzellen, welchen er die Bezeichnung „ganglia ventricularia" gab, unterhalb der Klappen im Herzventrikel des Frosches beschrieben. Die Zahl der Nervenzellen nimmt in der Richtung

zur Herzspitze allmählich ab, so dass in der Nähe der letzteren nur einzelne oder auch gar keine Nervenzellen mehr angetroffen werden.

Ungeachtet dieser Publicationen sind die Angaben über das Nervensystem des Herzens in den meisten Handbüchern der Physiologie und Histologie oberflächlich oder sogar falsch. So lesen wir in dem kürzlich erschienenen, unter der Redaction von Dr. M. Lawdowski und W. Owsjannikow (5) herausgegebenen russischen Werke „Grundzüge der mikroskopischen Anatomie" folgenden Passus: „Die in das Parenchym des Herzmuskels eintretenden Nervenfäden werden von Nervenzellen unterbrochen. Dogiel und Openchowski (6) entdeckten beim Frosch im oberen Theil der Ventrikelwand Ganglien; ihre Beobachtungen haben aber keine Bestätigung gefunden." Hierbei bleibt es unbekannt, von welchen Untersuchungen der Autor dieser Zeilen spricht, auch ist nicht angegeben, wer die Arbeiten von Joh. Dogiel widerlegt hat, und das aus dem einfachen Grunde, dass eine solche Widerlegung gar nicht existirt.

H. Aubert (7), dem doch volle Competenz in den die Blutcirculation betreffenden Angelegenheiten nicht abgesprochen werden kann, sagt: „In welcher Weise die extracardialen Nerven mit den intracardialen Nerven und der Muskulatur des Herzens in Verbindung stehen, ebenso wie der Vorgang in den Nerven und im Herzen, durch welchen sie den Einfluss auf die Bewegungen des Herzens ausüben, kurz, eine Theorie der Herzinnervation, ergiebt sich aus den bisherigen Versuchen nicht." An einer anderen Stelle lesen wir: „Von den Kammerganglien dringen Fasern in die Substanz des Ventrikels ein, lassen sich aber nur eine kurze Streckweite verfolgen, so dass sich in dem bei weitem grössten Theile des Ventrikels weder Nervenfasern, noch Ganglien nachweisen lassen."

Derartige Charakteristik der Herznerven finden wir, wenn auch nicht in allen, so doch in den meisten Handbüchern der Physiologie und Histologie.

T. Lauder Brunton (8) neigt sich in seinem Werk „Pharmacology, Therapeutics and Materia Medica, 1887" zu der Ansicht, dass das Herz bei einigen Thieren unabhängig von Nerven sich contrahirt und führt als Beweis an, die vordere und hintere Hohlvene, welche den venösen Sinus beim Frosch bilden, pulsirten,

ohne dass Nervenzellen in denselben anzutreffen wären: „The heart of the snail, although it consists of simple protoplasm without nerves, beats rhythmically, and when a ligature is tied across the venous sinus in the frog the venae cavae and upper part of the sinus continue to beat although they possess no special ganglia while the rest of the heart remains motionless although is contains both Bidder's and Remak's ganglia."

In Folge dessen sahen wir uns veranlasst, eine Reihe neuer Untersuchungen über die Anatomie und Physiologie des Herzens vorzunehmen. Vorliegende Abhandlung bringt nur den anatomischen Theil unserer Arbeit, da wir den physiologischen Theil im entsprechenden Journal zu veröffentlichen gedenken. Bei unseren Arbeiten fand bei der Erforschung der Structur die Function und umgekehrt bei der Untersuchung der Function die Structur volle Berücksichtigung, da wir überzeugt sind, dass nur auf diese Weise die Thätigkeit und der Bau eines Organs vollkommen verstanden werden kann.

Untersuchungsmethode. Die Herzzweige des Vagus wurden an Präparaten, welche in einer $^1/_2$procentigen wässerigen Essigsäurelösung sich befanden, untersucht. Eine solche Lösung lässt, hauptsächlich zu Anfang ihrer Einwirkung, die feinsten Nervenzweige ganz deutlich hervortreten. Die Vertheilung der Nerven und Ganglien im Herzen wurde nach der von Joh. Dogiel schon früher angegebenen Methode studirt. Das Froschherz wurde nämlich von der Spitze bis zur Ursprungsstelle des Bulbus (truncus arteriosus?) und von hier bis zur Eintrittsstelle der venae pulmonalis durchschnitten, hierauf so auseinandergezerrt, dass der Verlauf der Nerven an der Scheidewand und die Klappen an der Atrioventriculargrenze deutlich sichtbar waren, und in dieser Lage mittels Stecknadeln fixirt. Nun wurden folgende Stellen abpräparirt: die Vorhofscheidewand mit den Nerven, die Klappen und eine dünne Trabekelschicht von der inneren Ventrikelfläche. Der obere Theil der Klappen wurde hin und wieder entfernt, um den Gang der Nerven besser zu übersehen. Ein solches Präparat wurde in einem Schälchen mit Wachsboden mittels Stecknadeln fixirt und mit einer $^1/_2$procentigen Osmiumsäurelösung bearbeitet.

Bis zu ihrem Eintritt in das Herz wurden die Nn. cardiaci an der oberen, inneren Pericardiumfläche, nachdem letzteres er-

öffnet und das Herz entfernt oder nach unten geschoben war, ebenfalls mit einer $^1/_2$procentigen Lösung von Ueberosmiumsäure behandelt. Die angeführten Lösungen von Essig- und Ueberosmiumsäure kamen auch beim Studium der Nervenelemente in den Vorhöfen des Froschherzens zur Anwendung.

Bei der Untersuchung der Nerven an den Hohlvenen und am Sinus venarum cavarum verfuhren wir gewöhnlich folgendermassen: nach Eröffnung der Brusthöhle und des Pericardiums wurde das Herz an der Grenze zwischen den Vorhöfen und dem Sinus durchschnitten und entfernt. Hierauf wurde die Wand zwischen dem Sinus und den Vorhöfen abpräparirt, so dass am Präparat nur die seitliche und hintere Wand des Sinus, die drei Hohlvenen und die Pulmonalvene erhalten blieben. Jetzt wurden die Venen an ihrer vorderen Wand, von ihrer Einmündungsstelle in den Sinus ab, aufgeschnitten, worauf dieselben an ihren Eintrittsstellen in das Pericardium, oder auch etwas höher durchtrennt, und der Sinus sammt den Venen von ihrer Umgebung abpräparirt wurden. Nachdem nun das Pericardiumblatt von diesen Gebilden entfernt und letztere ausgebreitet und mittels Stecknadeln fixirt worden waren, wurde das Präparat 1—24 Stunden lang mit einer $^1/_2$procentigen Lösung von Ueberosmiumsäure behandelt.

Um die Nerven, welche möglicherweise im Bulbus arteriosus enthalten waren, zu untersuchen, wählten wir uns möglichst wenig pigmentirte Frösche, schnitten ihnen das Herz aus, fixirten dasselbe an der Spitze und den Gefässen und suchten vom Bulbus und den Vorhöfen das viscerale Pericardiumblatt zu entfernen, was nicht besonders schwierig war. Hierauf trennten wir den Bulbus von den Vorhöfen und öffneten ihn an der Vorder- oder Seitenwand von seinem Grund bis zur Theilung in Gefässe. Indem wir den Schnitt horizontal, etwas unterhalb des Bulbusgrundes und parallel seinen Grenzen, beiderseits bis zur Basis der Vorhöfe verlängerten, blieb am Bulbus ein demselben anliegender Theil der Vorhofswand. Schliesslich entfernten wir die Spiralklappe von der inneren Bulbusfläche und behandelten das ausgebreitete Präparat mit $^1/_2$procentiger Lösung von Ueberosmiumsäure oder anderen später anzugebenden Reagentien. Ein solches Präparat bestand gewöhnlich aus dem ausgebreiteten Bulbus, einem Theil

der Vorhöfe und einem unbedeutenden, zwischen ihnen befindlichen Theil vom Ventrikel.

Die Form, Grösse, Zahl, Structur und Richtung der Fortsätze der Nervenzellen des Herzens, ebenso wie ihr Verhältniss zu den Herznerven untersuchten wir an Schnitten der Vorhofsscheidewand oder des ganzen Herzens, oder bedienten uns zu diesem Zweck der Isolationsmethode.

Die Isolation geschah derart, dass wir den Sinus venosus, oder irgend eine der denselben bildenden Venen, oder auch die Vorhofscheidewand mit Ueberosmiumsäure behandelten und hierauf das Präparat auf einige Tage oder Wochen in mit einer geringen Menge 1procentiger Essigsäurelösung versetztes Glycerin brachten. Nach solcher Behandlung wurde das Präparat sorgfältig mit feinen Nadeln zerzupft und in Glycerin untersucht.

Von isolirter Scheidewand, von Herzen, welche von der Spitze bis zur Pulmonalvene aufgeschlitzt und, wie oben angegeben, ausgebreitet, oder auch von unversehrten Herzen nach Färbung und Erhärtung wurden mittels eines Mikrotoms Schnitte von 0,01—0,03 mm Dicke angefertigt.

Zur Färbung der Nerven bedienten wir uns verschiedener Methoden: des Chlorgoldes, der von Ranvier (9) u. A. empfohlenen Methoden und auch der $^1/_2$procentigen Lösung von Ueberosmiumsäure. Die Schnitte wurden mit Boraxcarmin von Grenacher (nach Erhärtung in der Flemming'schen Flüssigkeit), mit Hämatoxilin (nach Erhärtung in Sublimat) und mit Bismarckbraun (nach Erhärtung in Ueberosmiumsäure) gefärbt. Nach jedesmaliger Färbung wurde das Präparat mittels Spiritus allmählich (vom 30-procentigen bis zum absoluten) entwässert, mit Xylol oder Toluol getränkt, in Paraffin eingeschlossen und in Schnitte zerlegt. In einigen Fällen diente Seife als Einschlussmasse.

Ausserdem haben wir auch Methylenblau (10) zur Färbung verwendet. Aus 0,2 g Methylenblau, 100,0 g Wasser und 0,7 g NaCl wurde die Färbflüssigkeit bereitet, ein weniger pigmentirter Frosch mit dem Bauch nach oben an ein Tischchen befestigt, seine Bauchhaut in der Mitte aufgeschlitzt und 4—10 ccm dieser Lösung in eine hier befindliche Vene (Vena subcutana magna; Vena abdominalis) injicirt. Eine halbe bis zwei Stunden darauf wurden die Brust- und Bauchhöhle des Frosches geöffnet, das Herz mit anliegenden Gefässen und einem Theil der Leber herausgeholt,

das Präparat mittels Stecknadeln so ausgebreitet, dass hierbei weder die Herzbewegungen, noch der Abfluss des Blutes behindert werden, und nach $1^1/_2$ Minuten, als bei Systole aus den Arterien kein Blut mehr entleert wurde, das Pericardium aufgeschnitten und der Bulbus arteriosus nebst demselben anliegenden Theilen abpräparirt, auf einen Objectträger gebracht und bei Syst. 2 und 4, Ocul. 3 von Hartnack betrachtet. Die Nerven werden bei dieser Methode nur allmählich gefärbt: zuerst sind nur die dickeren Nervenfäden sichtbar, dann wird die Färbung der Nerven immer intensiver. Hatte die Färbung der Nerven ihre grösste Intensität erlangt, so versuchten wir das Präparat durch Zusatz einer geringen Menge von pikrinsaurem Ammoniak oder einer schwachen Lösung des Hoyer'schen Pikrokarmins zu fixiren, worauf wir es in reines Glycerin überführten, in welchem auch die Untersuchung stattfinden kann. Die Färbung der Nerven hält sich nach solcher Behandlung unverändert von einigen Stunden bis einen Monat und darüber. Das Präparat erscheint unter dem Mikroskop gelblich, die Nerven aber blau oder grünlich, wenn pikrinsaures Ammoniak zur Fixirung verwendet wurde, besitzen aber einen burgunderrothen oder rothbraunen Farbenton nach der Anwendung des Hoyer'schen Pikrokarmins.

Zur Untersuchung der Ventrikelnerven des Froschherzens mittels Methylenblau wurde der Frosch wie oben angegeben behandelt. Das Pericardium wurde eröffnet, das Herz von der Spitze bis zur Abgangsstelle des Bulbus und weiter bis zur Eintrittsstelle der Pulmonalvene in den Vorhof aufgeschnitten, auseinandergezerrt, der Bulbus und ein Theil der Vorhöfe entfernt und von der äusseren Ventrikelfläche ein Theil der Muskulatur abgetragen, um das Präparat dünner, folglich auch besser zur Untersuchung zu machen. Die Fixirung geschah wie früher. Ebenso wurden von uns die Nerven der Vorhöfe und deren Scheidewand untersucht. Bei der Färbung mit Methylenblau muss man einige Zeit auf die Wirkung warten, weshalb, um die Austrocknung zu verhüten, das Präparat mit physiologischer Lösung von Chlornatrium benetzt wurde.

Jede dieser Färbemethoden hat seine guten und schwachen Seiten. Das Methylenblau färbt das Nervengewebe während des Absterbens desselben unter dem Einfluss der Luft, vielleicht wegen der hierbei stattfindenden Oxydation der das Nervengewebe

zusammensetzenden Eiweisskörper. Das Fettgewebe, wie solche, die ihm nahe stehen, werden von Methylenblau nicht gefärbt, so bleibt auch die Markscheide der Nerven ungefärbt. Nach den Beobachtungen von B. Feist färben sich die peripheren und centralen Theile der Axencylinder verschieden. Ebenso ist die Färbung der marklosen und der sympathischen Nervenfasern nicht ganz gleich. Die Färbung der Nerven durch Methylenblau wird augenscheinlich durch Veränderungen der Bestandtheile der absterbenden Nerven, wie durch die Veränderung der Zusammensetzung des Farbstoffes selbst bedingt. Es ist aber vollkommen unbekannt, welcher Art diese Veränderungen sind und unter welchen Bedingungen alles vor sich geht. Die Färbung der Nerven verschwindet bald, auch bleibt die Zeit des Eintritts der Färbung unbestimmt. Ausserdem ist diese Methode für einige Nerven nicht anwendbar. Es werden nicht auschliesslich die Nerven, sondern auch die Kerne der rothen Blutkörperchen des Frosches, einige Muskelfasern des Herzens und glatte Muskeln der Blutgefässe und nach den Beobachtungen von C. Arnstein (12) zuweilen sogar die Fettzellen von Methylenblau gefärbt. Nach Alex. Dogiel endlich soll das Methylenblau ähnlich dem salpetersauren Silber die Kittsubstanz färben. Nichtsdestoweniger erlaubt dieser Farbstoff solche Nervenelemente zu untersuchen, welche bei anderer Färbung gar nicht oder sehr schwer der Beobachtung zugänglich sind.

Die Ueberosmiumsäure giebt eine schnelle und scharfe Färbung der markhaltigen Nervenfasern. Die Angabe, dass die Axencylinder und marklosen Nervenfasern sich sehr schwer durch dieses Mittel färben lassen, ist nicht ganz zutreffend, denn bei längerer Einwirkung dieser Säure erhält man eine sehr bestimmte Färbung der feinsten Fibrillen des geraden Fortsatzes der Nervenzellen im Herzen, wie das von Joh. Dogiel schon früher und von uns jetzt wiederum beobachtet wurde. Ein Vortheil der Färbung mit Ueberosmiumsäure liegt ferner darin, dass das Präparat sich lange hält und das Nervengewebe selbst gehärtet, folglich zum Schneiden geeignet wird. Bis zu einem gewissen Grade erhält man auch bei der Goldfärbung gute, wenn auch nicht haltbare Präparate des Nervengewebes.

Als Untersuchungsobjecte bei unserer Bearbeitung des Nervensystems des Herzens dienten: Frösche (Rana temporaria),

Schildkröten (Emys caspica), Eidechsen (Phrynocephalus helioscopus Pal.) und Tritonen (Triton cristatus).

Die Nerven des Froschherzens. Der aus dem verlängerten Mark entspringende Vagus tritt durch das Foramen condyloideum ossis occipitalis und bildet ein gelb pigmentirtes Ganglion. Aus dem in seiner Nachbarschaft ein ovales Geflecht bildenden Sympathicus treten zahlreiche Bündel in diesen Vagusknoten. Letzterer giebt zwei Aeste ab: einen vorderen und einen hinteren. Jeder derselben theilt sich alsbald, und zwar giebt der vordere Ast den Ram. communicans und Ram. glossopharyngeus und der hintere den Ram. intestinalis und Ram. cutaneus den Anfang. Der Ram. intestinalis sendet einen Ram. laryngeus zum Schlund, einen Ram. pulmonalis zu den Lungen und einen Ram. gastricus zum Speiserohr und Magen. Aus dem Ram. pulmonalis entspringen der Ram. cardiacus und einige noch nicht beschriebene dünne Zweige zum Sinus venosus des Herzens. Beide Rami cardiaci geben auf ihrem Wege zum Herzen einige rücklaufende Zweige zum Kehlkopf (Fig. 1, aa), welche nach der Behandlung mit $^1/_2$procentiger Essigsäurelösung ganz deutlich dem blossen Auge sichtbar sind. Weiter erhält die obere (absteigende) Hohlvene von dem nach aussen und oben [1]) tretenden Ram. cardiacus kleine Zweige (Fig. 2, n). An der Seitenwand der Pulmonalvene angelangt, geht der Ram. cardiacus längs derselben bis zu ihrer Mündung, wo er mit dem der anderen Seite in Faseraustausch tritt, also eine Anastomose bildet. Letzteres geschieht auf der Wandung der Pulmonalvene und der hinteren Wand des Sinus venosus. Die Anastomose besteht aus einem dickeren und einem dünneren Zweige, welche mannigfaltig aneinander treten und verschiedenartige Nervengeflechte bilden (Fig. 2). Es finden sich hier eine Menge Nervenzellen, die Remak'schen Knoten (Fig. 2, R.R.). Hierauf treten die Hauptäste der n. cardiacorum in die Vorhöfe und verlaufen hier längs der Scheidewand. Bei dem Eintritt der n. cardiacorum in die Vorhöfe gehen von denselben in verschiedener Höhe Zweige zu den Vorhöfen ab, während sie selbst längs der Vorhofsscheidewand zu den Atrioventrikularklappen ziehen. In der Nähe der letzteren finden wir Verdickungen der Nerven mit zahlreichen Nervenzellen, die Bidder'schen Knoten. Während ihres Verlaufes an der Vor-

1) Bei der Beschreibung muss der Frosch mit der Bauchseite nach oben liegend gedacht werden.

hofscheidewand tauschen beide n. cardiaci unter sich Nervenfasern aus (Fig. 1, as).

An dieser Stelle, bei den Bidder'schen Knoten, ist zwischen beiden Verdickungen der Herznerven an der Atrioventrikulargrenze wieder ein Faseraustausch vorhanden (Fig. 3).

Weiter zerfallen die Nervenbündel eines jeden Bidder'schen Knotens in 2—4 und mehr Stämmchen, welche, in dünnere Bündelchen sich auflösend, längs den Streifen aus Bindegewebe und elastischen Fasern, die die Klappen mit der Ventrikelwand verbinden (chordae tendineae) (9), verlaufen, wie Joh. Dogiel das früher beschrieben und bildlich dargestellt (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21, Fig. 1) und wir es abermals bei Färbung mit Methylenblau erhalten haben (Fig. 4). Haben die Nervenfäden die Ventrikeltrabekeln erreicht, so treten sie zwischen die Muskelbündel, welche sie bald umflechten, was bei der Färbung mit Methylenblau sehr schön zu sehen ist (Fig. 4), bald aber durchdringen, wie Joh. Dogiel es schon beobachtet hat (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 21, Fig. 2, 3, 4 u. 5). Die Vertheilung der myelinhaltigen Nervenfasern im Herzventrikel des Frosches lässt sich nach der Anwendung von $^1/_2$procentiger Lösung der Ueberosmiumsäure leicht erkennen. Den weiteren Verlauf und die mannigfaltigste Verästelung der dünnen marklosen Nervenfädchen sieht man ebenso leicht, wenn man die Färbung mit Methylenblau vorgenommen hat. Im letzteren Falle sieht man Nervenbündel, welche unterhalb der Atrioventrikularklappen an den Ventrikel treten (Fig. 4) und, nachdem sie die Trabekel erreicht haben, mit einander anastomosiren; einige dieser Bündel umspinnen als feines Netz die Trabekeln (Fig. 5), andere senken sich aber tiefer in die Muskulatur der Ventrikelwand, bilden um den tieferen Theil der Trabekeln und um einzelne Muskelbündel des Ventrikels ein Nervennetz, welches sich bis zur äussersten Spitze des Herzens verfolgen lässt. In den Vorhöfen, auf der Vorhofsscheidewand und im Ventrikel muss man zwei Nervengeflechte unterscheiden: das eine besteht aus stärkeren Nervenfäden und das zweite aus sehr feinen, welche von den ersteren abgehen (Fig. 3, 5, 6). Von den Bidder'schen Knoten gehen in die Klappen Nervenfäden zum Ventrikel; ausserdem aber existirt ein besonderes Nervennetz unter dem Endothel des Endocards der Klappen selbst (Fig. 7).

Die Muskelbündel des Ventrikels ragen zwischen den Vor-

höfen und dem Anfang des Bulbus arteriosus in der Form von zwei Dreiecken hinein, wodurch ein Muskelstreifen zwischen dem Anfang des Bulbus arteriosus und den Vorhöfen zu Stande kommt. In diesen Streifen liegt ein ganzes Netz von markhaltigen und marklosen Nervenfäden. An der Bildung dies Netzes nehmen Theil: 1. Nerven von der Vorhofswandung aus, 2. ein Nerv, welcher am unteren Theile der Vorhöfe verläuft, und 3. Fäden vom vorderen Herznerven der Scheidewand, welche bis zum Bulbus vordringen. Die Nerven, welche den Bulbus erreichen, sind theils markhaltig, grösstentheils aber marklos, verzweigen sich und bilden auf dem Bulbus ein dichtes, dem auf den Vorhöfen, der Scheidewand und dem Ventrikel befindlichen ähnliches Netz (Fig. 8). Von der Anastomose zwischen den Remak'schen Knoten auf der hinteren Fläche des venösen Sinus gehen längs der aufsteigenden (unteren) Hohlvene einige myelinhaltige Nervenfäden ab, welche unterhalb des Sinus mit einander in Faseraustausch treten und, sich verästelnd, ein ganzes Nervennetz bilden (Fig. 2, nv und Fig. 9, nv).

Die Nervenzellen des Froschherzens. Bei der Untersuchung der Vertheilung der Nervenzellen im Herzen vom Frosch stiessen wir auf grössere und kleinere Gruppen dieser Elemente an den Herzzweigen des Vagus, nahe ihrer Eintrittsstelle in den venösen Sinus. Die Zahl der Nervenzellen nimmt mit der Annäherung dieser Nerven zum Sinus zu. Kleinere Gruppen von Nervenzellen (bestehend aus 2—5 Zellen) findet man auf den Hohlvenen, bevor letztere noch zum Sinus zusammengetreten sind. Auf den absteigenden Hohlvenen sieht man solche Gruppen an den Zweigen der N. cardiaci und an den Zweigen, welche vom Ram. pulmonalis nervi vagi zum Sinus gehen (Fig. 10 u. 11). Auf der aufsteigenden Hohlvene findet man kleine Gruppen von Nervenzellen an den oben beschriebenen von der Anastomose zwischen den Remak'schen Knoten entspringenden und längs der Vene verlaufenden Nervenzweigen (Fig. 9, a u. b). Die grösste Anhäufung von Nervenzellen stellen die an der Grenze zwischen den Vorhöfen und dem Sinus befindlichen, nach ihrem Entdecker (13) benannten Remak'schen Knoten dar. Weiter hat man Nervenknoten längs dem Verlauf der Hauptnerven des Herzens auf der Vorhofsscheidewand, die Ludwig'schen Knoten (14). Kleinere Gruppen von Nervenzellen findet man längs dem Verlauf der

Nervenfasern der Scheidewand und der Vorhöfe. An der Atrioventrikulargrenze befinden sich bedeutende Anschwellungen, welche aus Nerven und Nervenzellen bestehen, die Bidder'schen Knoten; ausserdem sieht man hierselbst zwischen diesen Knoten einzelne Nervenzellen (Fig. 1 u. 2). Endlich hat Joh. Dogiel (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 31, Fig. 3, 4 u. 5) bedeutende Nervenzellengruppen unterhalb der Atrioventrikularklappen, die Ganglia ventricularia, beschrieben. Im Ventrikel findet man im oberen Drittel die meisten Nervenzellen; weiter unten stösst man nur hin und wieder auf eine Nervenzelle, an der Spitze aber sucht man dieselben vergebens. In Bezug auf die Nervenzellen des Bulbus arteriosus haben wir Folgendes beobachtet. Schon früher haben wir angeführt, dass an der Grenze zwischen dem Bulbus und den Vorhöfen und dem Ventrikel man ein Nervennetz vorfindet. An derselben Stelle, an der Basis des Bulbus, sieht man auch einzelne oder paarige Nervenzellen (Fig. 12 u. 13). Diese Nervenzellen liegen oberflächlich und sind theilweise von Bindegewebesträngen, welche den Bulbus mit den Vorhöfen verbinden, und dann auch vom Muskelstreifen, welcher die Bulbusbasis von den Vorhöfen scheidet, bedeckt. Es ist nicht leicht diese Zellen zu sehen, da die Muskulatur, auf welcher sie liegen, eine bedeutende Schicht bildet. Entfernt man aber einen Theil der Muskeln, so können auch die Nerven und Nervenzellen leicht mit entfernt werden.

Das Verhältniss der Nerven zu den Nervenzellen. Joh. Dogiel hat schon früher gezeigt, dass die Nervenzellen des Herzens zwischen den Nervenfasern liegen und letzteren anliegen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14, Fig. 1, 16, 17 u. 19).

Um dieses Verhältniss eingehender zu studiren, fertigten wir dünne Quer- und Längsschnitte sowohl der Bidder'schen Knoten, wie auch der Hauptstämme der Vorhofsscheidewand an (Fig. 14 u. 15). Aus den Abbildungen ersieht man, dass die Nervenzellen sich an ein Bündel markhaltiger Nervenfasern von aussen um- und anlegen. Diese Schnitte stammen aus mit Ueberosmiumsäure behandelten Präparaten. An mit Methylenblau gefärbten Nichtschnittpräparaten sieht man, dass die Nervenfäden des Bidder'schen Knotens die Nervenzellen umgeben (Fig. 16); folglich sind die Nervenzellen im Nervenbündel eingewebt, wie das aus Präparaten von Bidder'schen und Remak'schen Knoten besonders hervorgeht. Im Verlauf der Hauptstämme der Scheidewand-

nerven legen sich die Nervenzellen an die Bündel der Nervenfasern an (Fig. 16).

Die Structur der Nervenzellen des Froschherzens. Die Nervenzellen des Froschherzens sind nach einem und demselben Typus gebaut. Unterschiede bestehen nur in der Grösse und Form. Eine jede dieser Zellen besteht aus einer Hülle und dem Protoplasma mit einem Kern und Kernkörperchen. Die Grösse der Nervenzellen des Herzens variirt stark, was aber nicht auf verschiedene physiologische Function, sondern auf verschiedene Entwicklungsgrade hinweist: es sind die mehr oder weniger jungen Nervenzellen. Die Form dieser Zellen ist rund, oval oder glockenförmig (Fig. 17, 18 u. 19). Alle diese Nervenzellen sind gewöhnlich unipolar, haben also einen geraden Fortsatz. Kommen zuweilen bipolare Nervenzellen vor, so weist dies wieder nicht auf verschiedene physiologische Function, sondern auf Vermehrung durch Theilung hin, wie Dr. Kasem-Beck (16), der im Laboratorium von Prof. Joh. Dogiel diese Frage bearbeitete, es schon bewiesen hat. Er sagt: „Erhielt ich (sehr selten) nach Bearbeiten mit Trypsin bipolare Nervenzellen, so hatten diese jedoch zwei Kerne (Fig. 4). Letzteres Ergebniss spricht wohl mehr dafür, dass wir es hier mit einer Doppelzelle, mit einer in einem gewissen Theilungsstadium befindlichen Zelle und nicht mit definitiv fertigem, besonders functionirenden Gebilde zu thun haben.“ Kasem-Beck hat noch ohne Trypsinanwendung die Theilung der Nervenzelle beobachtet (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24, Fig. 9, 10). In demselben Sinne scheint auch C. Arnstein den Fund der multipolaren Nervenzellen im Herzen zu deuten: „Was die selten vorkommenden multipolaren Zellen anbelangt, so sind sie wahrscheinlich auch auf Wachsthumserscheinungen zurückzuführen.“ Bei Corethralarven, welche ganz durchsichtig sind und deshalb lebend untersucht werden können, hat Joh. Dogiel (17) auch apolare Nervenzellen ohne jegliche vorherige Färbung beobachtet (bei Hartn. Syst. 4, Ocul. 3).

Die Nervenzellen des Frosches besitzen eine bindegewebige Hülle, welche sich auch auf ihre Fortsätze ausdehnt. Das Protoplasma erscheint nach der Behandlung mit Chlorgold, Ueberosmiumsäure oder Essigsäure, aber auch ohne jegliche Bearbeitung, als eine körnige Masse, in welcher ein Kern mit einem oder zwei Kernkörperchen eingebettet ist. Nervenzellen mit

zwei Kernen sind als in der Theilung begriffen, wie oben angeführt wurde, zu betrachten.

In Bezug auf die Fortsätze der Nervenzellen des Herzens müssen wir uns der Meinung von Joh. Dogiel und Anderen anschliessen, nämlich dass diese Zellen nur einen geraden aus dünnsten varicösen, von Joh. Dogiel schon beschriebenen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14, Fig. 5) Fibrillen bestehenden Fortsatz besitzen. Haben andere Histologen noch einen spiraligen Fortsatz gesehen, so ist das doch äusserst selten geschehen. So sagt C. Arnstein (18), der zwei Arten von Fortsätzen annimmt: „Was die Spiralfaser anlangt, so haben wir sie an isolirt liegenden Nervenzellen bis jetzt nicht gesehen, sie kommt, wie es scheint, nur an den Zellen vor, die in Nervenstämmchen und in den Ganglien liegen." Da der Spiralfortsatz gewöhnlich bei der Bearbeitung des Präparates mit Chlorgold oder Essigsäure gesehen worden ist, so muss sein nervöser Character noch bewiesen werden. An mit Ueberosmiumsäure erhaltenen Präparaten haben Joh. Dogiel und viele Andere den Spiralfortsatz nicht constatiren können. Einige wollen das dadurch erklären, dass die Ueberosmiumsäure den marklosen Spiralfortsatz nicht färbe. Nun besteht aber der gerade Fortsatz anfangs auch aus marklosen Fasern und die feinsten Fibrillen färben sich doch mit Ueberosmiumsäure (siehe Fig. 17, 18 u. 19 und die Abbildungen in der Arbeit von Joh. Dogiel im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14, Fig. 5). In neuester Zeit hat G. Retzius (19) bei Anwendung der Methylenblaufärbung die Structur der Ganglienzellen des Sympathicus untersucht und weist auf einen sehr complicirten Bau des Spiralfortsatzes der Nervenzelle hin. Es bleibt aber unbestimmt, ob seine Angaben nur für den Sympathicus oder auch für die Nervenzellen des Herzens gelten. Sollte letzteres der Fall sein, so haben auch wir Aehnliches beobachtet, erklären aber den Verlauf der verschiedenen mit Methylenblau gefärbten Fäserchen anders. Betrachtet man die Abbildungen von Retzius, so kann man das Vorhandensein des Spiralfortsatzes (Fig. 1) nicht übersehen. Derselbe erhält in seinem weiteren Verlauf Myelinumhüllung und theilt sich tubes en T, wie Ranvier (20) es an Spinalganglienzellen beschrieben hat. Ausserdem ist ein Netz (Fig. 2), welches mit dem Spiralfortsatz in Verbindung steht und unabhängig von demselben ist, abgebildet. Die Bedeutung einer solchen

Complicirtheit in der Bildung eines ähnlichen Netzes an der Oberfläche der Nervenzelle ist Retzius selbst unverständlich: „Was bedeutet nun diese sonderbare Einrichtung der Spiralfaser? Durch den sicheren Nachweis des Ursprungs derselben in dem Oberflächennetz, das wir der Ehrlich'schen Methylenfärbung verdanken, ist die Faser uns noch mehr mystisch geworden.“ Erwägt man genauer die Bedeutung des Netzes und der feinsten Fibrillen, welche G. Retzius, B. Feist (Fig. 17, 18 u. 19) und wir (Fig. 20, 21 u. 22) beobachtet haben, und zieht besonders unsere Präparate in Betracht, so erkennt man, dass das Netz aus feinsten, von Methylenblau gefärbten Fäden, dem Fibrillenknäuel, aus welchem das Zellprotoplasma besteht, angehört und nur bei solcher Behandlung schärfer hervortritt, jedenfalls aber nicht über, sondern unter der Zellhülle liegt und nur durch letztere hindurchschimmert. Die Fortsetzung dieser Fäden in gerader Richtung oder spiralförmig muss nicht in dem Sinne von Arnold (21), Beale (22) u. A. als besondere Fortsätze aufgeführt werden, sondern die spiralförmigen Fasern gehören zum geraden Fortsatz der Zelle. Ihr spiraliger Gang ist auf rein mechanische Ursachen zurückzuführen, nämlich auf Hindernisse während des Wachsthums der Nervenzellen, wie das schon Joh. Dogiel und C. Arnstein ausgesprochen haben: „Ich glaube, dass nicht nur das Verschwinden, sondern auch das Entstehen der Spiralfasern auf mechanische Momente zurückzuführen ist. Wo diese fehlen, fehlt auch die Spiralfaser.“ Folglich ist der spiralförmige Verlauf der Nervenfäden nicht ein nothwendiges und beständiges Attribut der Nervenzellen, hat also auch keine besondern physiologischen Functionen. Die von einigen Beobachtern angegebene Spiralfaser nach der Behandlung mit Essigsäure oder Chlorgold kann gar keinen nervösen Character besitzen.

Was die Arbeit von Alexis Smirnow („Die Structur der Nervenzellen im Sympathicus der Amphibien“, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35) anbetrifft, so gilt das oben über den Spiralfortsatz und über die Structur der Nervenzellen des Herzens überhaupt Gesagte auch hierfür. Die Frage nach dem Ursprung des geraden Fortsatzes der Nervenzelle und nach dem in derselben durch Methylenblau hervortretenden Netz bleibt zur Zeit noch unbeantwortet. Sollte man die Verdickungen des Netzes in den Nervenzellen nach Methylenblaufärbung (vgl. die Abbildungen bei Retzius, Smir-

now [Fig. 2, 3, 10 etc.] und Joh. Dogiel) nicht für Endothelkerne ansehen können?

Für die Anatomie und Physiologie ist die Frage nach der Richtung, welche die Fortsätze der Nervenzellen des Herzens einschlagen, nicht ohne Interesse. Es ist nicht schwer zu bemerken, dass der Kern an einem Pol der Zelle liegt, der Fortsatz aber vom entgegengesetzten Pol abgeht. Weiter sieht man, dass die Kerne der Nervenzellen in den Remak'schen, Ludwig'schen und Bidder'schen Knoten fast alle in einer Richtung (Fig. 14 u. 19) liegen, was dafür spricht, dass die Fortsätze in der entgegengesetzten Richtung abgehen. Ist ferner sowohl der centrale wie periphere Verlauf der Herznerven bestimmt, so können wir nach der Lage der Kerne schon gewissermassen bestimmen, welche Richtung die Fortsätze der Zellen haben. Das kann man theilweise an Längsschnitten der Remak'schen oder Bidder'schen Knoten sehen, so gehen z. B. bei p in Fig. 14 die Fortsätze centralwärts zum Gehirn hin, die Kerne aber liegen zum Herzen hin, weil in Fig. 14 das Ende A zum Kopf und das Ende B zum Herzen hin gerichtet sind, worüber wir uns bei der Anfertigung des Schnittes vorher überzeugt hatten. Die Zellfortsätze können in ihrem Verlauf sich in Faserbündel auflösen, von welchen eines centralwärts, das andere aber zur Peripherie, zur Herzmuskulatur hin verlaufen.

In Bezug auf die Nervenendigung im Froschherzen können wir nur darauf hinweisen, dass die Herzmuskulatur mit den Nerven zweifach verbunden ist: mit den Zweigen des Vagus und mit den Fortsätzen der im Herzen selbst gelegenen Nervenzellen.

Das über das Nervensystem des Froschherzens Gesagte erlaubt den allgemeinen Schluss, dass dieses Organ, wenn auch nicht mehr als andere, so doch besonders stark mit Nerven, welche ihren Ursprung im Centralnervensystem und in den Nervenzellen im Herzen selbst haben, versehen ist. Die Nerven und Nervenzellen des Froschherzens kommen nicht nur im venösen Sinus, an dessen Grenze zu den Vorhöfen, in den Vorhöfen, an der Atrioventrikulalgrenze, im Ventrikel, sondern auch an den ab- und aufsteigenden Hohlvenen, und zwar in den Theilen derselben, welche dem Herzen dicht anliegen und selbständige rhythmische Contractionen ausführen können, vor. Der Bulb. arteriosus

besitzt ein reiches Nervennetz, welches sich theils mit $^1/_2$procentiger Lösung von Ueberosmiumsäure, viel deutlicher aber noch mit Methylenblau färben lässt. Nervenzellen haben wir nicht am Bulbus selbst, wohl aber an seiner Basis, wo er an die Vorhöfe und den Ventrikel stösst, auffinden können. Hierdurch wird auch die Fähigkeit des unteren Bulbustheiles zu rhythmischen Contractionen erklärlich.

Das Nervensystem der Schildkröte (Emys caspica). Die Untersuchungsmethode war dieselbe wie bei der Erforschung des Froschherzens. Ueber die Innervation des Herzens von Emys caspica besitzen wir eine eingehende Untersuchung von Dr. Kasem-Beck (23), welcher im Laboratorium von Prof. Joh. Dogiel gearbeitet hat. Unsere Beobachtungen bringen wenig Neues und bestätigen nur den Befund dieses Forschers. Der Vagus theilt sich bald in der Brusthöhle der Schildkröte in den Ram. oesophagus und Ram. pulmonalis. Von einem dieser Aeste, öfter vom letzteren, gehen ein oder zwei Ram. cardiaci, welche Zweige nach oben, wahrscheinlich zum Kehlkopf abgeben und darauf längs den Lungenvenen oder zwischen denselben und den oberen Hohlvenen, oder auch zuerst längs den Hohlvenen und dann längs den Lungenvenen, zuweilen auch nur längs den Hohlvenen die Pericardiumhöhle erreichen. Während des Verlaufes giebt der Ram. cardiacus folgende Aeste ab: einen vorderen für die Vorhöfe und einen hinteren für den Sinus. Dort, wo die Hohlvenen vom visceralen Blatt des Pericardiums bekleidet sind, tritt der Ram. cardiacus unter das Pericardium. Der intrapericardiale Verlauf beider Herzzweige ist etwas verschieden. R. cardiacus dexter., nachdem er längs der Vene bis zum Sinus gelangt, geht längs der hinteren Wand des letzteren weiter, umbiegt die Einmündungsstelle der unteren Hohlvene in den Sinus, wobei er einen oder zwei Zweige zur Anastomose mit dem Ram. cardiacus sinister (Fig. 29) abgiebt; er tritt, nachdem er sich gewöhnlich in zwei Aeste getheilt (Fig. 23) oder auch ungetheilt auf die hintere Ventrikelfläche in einer Falte des visceralen Pericardiumblattes, welche vom Sinus zum Ventrikel geht, eingeschlossen, so dass zwischen ihr und den Vorhöfen ein Zwischenraum bleibt. In dieser Falte mit anderen Nerven, mit denen er Anastomosen bildet, und mit einer Vene (Vena coronaria) verläuft der Nerv. Er giebt einen Zweig ab, der grösstentheils die Atrioventrikulargrenze in

einer besonderen Falte des visceralen Pericardiumblattes erreicht. Zuweilen entspringt aber dieser Zweig vom rechten Herznerven, bevor derselbe in die Pericardiumfalte eingeschlossen wird, hat alsdann keine besondere Pericardiumfalte und verläuft längs dem unteren Abschnitt der hinteren Wand der Vorhöfe. Dieser Zweig hat zum Zweck, den rechten Vorhof längs ihrer Basis zu umlaufen und ihn mit Nerven zu versehen. Er verläuft hinter die arteriellen Gefässe, tritt links vor dieselben auf die vordere Ventrikelfläche und verzweigt sich hier. Nachdem der R. cardiacus dexter die oben erwähnte Falte zwischen dem Sinus und dem Ventrikel verlassen, tritt er unter das viscerale Pericardiumblatt an der hinteren Ventrikelfläche und verzweigt sich hier. Sehr dünne Zweige dieses Nerven lassen sich bis zur Herzspitze verfolgen. Nachdem der R. cardiacus sinister den Sinus erreicht, giebt er folgende Aeste ab: 1. einen Ast zur Anastomose mit dem ramus cardiacus dexter, 2. einen Ast für den linken Vorhof. Nachdem letzterer den Vorhof erreicht hat, versorgt er ihn mit Nerven, bildet hierauf unterhalb des Sinus auf der hinteren Vorhofsfläche ein Geflecht mit entsprechenden Nerven der rechten Seite und geht auf die hintere Ventrikelfläche über, wie das Vignal (24) und Kasem-Beck gesehen haben. Wie beim Frosch tritt ein Theil der Fasern von diesem Geflecht in die Ventrikelhöhle. 3. Einen dritten Ast erhält die Vorhofscheidewand. Der Halssympathicus der Schildkröte ist entweder mit dem Vagus eng verbunden oder bildet einen besonderen Strang. Im Niveau des 5.—6. Halswirbels geht der Sympathicus stets vom Vagus nach aussen ab. In seinem Verlaufe in dieser Richtung verdickt sich der Sympathicus stellenweise und bildet Knoten im Niveau des 5.—6. Halswirbels, Ganglion cervicale medium, und unterhalb, im Niveau des 8. Halswirbels, (nicht beständig), Ganglion cervicale inferius. Gleich hinter dem letzteren liegt der erste Brustknoten. Meist geht von jedem Knoten ein Zweig zum Herzen. Diese Nerven gelangen stets längs der Hohlvene zum Herzen, ausser dem Zweig vom Gangl. cervicale medium, welcher längs den arteriellen Gefässen zu dem mit dem Nerven e Gangl. trunci vagi, wie das Kasem-Beck genauer beschrieben hat, zum Herzen geht. Nachdem die Sympathicuszweige das Pericardium erreicht haben, zerfallen sie, sich miteinander verschlingend, unter dem visceralen Pericardiumblatt in dünne Fäden, welche ein Netz bilden, das die Wände

der Hohlvenen und des Sinus bedeckt. Häufig sieht man Verbindungen einiger Zweige dieses Netzes mit den Zweigen der Herzäste.

Ueber die Vertheilung der Nervenzellen im Schildkrötenherzen können wir Folgendes berichten: An beiden Herzästen, angefangen von der Eintrittsstelle derselben in das Pericardium, kommen Zellen vor und nehmen an Zahl mit der Annäherung derselben zum Sinus zu. An der Uebergangsstelle der Herzäste auf den Sinus findet man schon eine grosse Menge von Nervenzellen. Die Hauptanhäufungsstelle der Nervenzellen befindet sich an der Anastomose beider Herzäste (Rami cardici) auf der hinteren Wand des Sinus. Die Nerven an der Ueberbrückung zwischen dem Sinus und dem Ventrikel sind von Nervenzellen besäet. Längs dem Verlauf der Nerven unter dem visceralen Pericardiumblatt auf der hinteren Ventrikelfläche sieht man gleichfalls Nervenzellen, ebenso lagern an den Nerven der Vorhöfe Gruppen von Zellen. Nervenzellengruppen finden sich auch an der Ursprungsstelle der Nerven zur Vorhofsscheidewand. Das oben beschriebene Nervennetz auf den Hohlvenen besteht aus den Zweigen vom Sympathicus und den Herzästen; diese Zweige bilden verschieden geformte Maschen, in deren Ecken Gruppen von Nervenzellen liegen. Einige Präparate wiesen Nervenzellen an der Lungenvene auf, nämlich an ihrem centralen Ende, d. h. beim Sinus. Nervenzellen finden sich auch an der vorderen Ventrikelfläche links von der Abgangsstelle der arteriellen Gefässe. An denjenigen Stellen der Hohlvenen, welche vom Pericardium nicht bedeckt sind, konnten wir keine Nervenzellen finden. Ihrer Structur nach sind die Nervenzellen denjenigen aus dem Froschherzen gleich. Kasem-Beck hat im Schildkrötenherzen besondere Nervenzellen beschrieben, welche wohl selten vorkommen. Der Fortsatz dieser Zellen zeigt bald nach dem Abgang vom Zellprotoplasma eine kernhaltige Verdickung. Einen solchen Vermehrungsmodus haben auch wir beobachten können. Nervenzellen mit einem geraden und einem spiralförmigen Fortsatz haben weder wir, noch Vignal und Kasem-Beck bei Schildkröten constatiren können.

Ausser der Erforschung des Nervensystems an Frosch- und Schildkrötenherzen haben wir einige Beobachtungen auch an Herzen von Eidechsen (Phrynocephalus helioscopus) und Tritonen (Triton cristatus) angestellt, wobei wir hauptsächlich die Verthei-

lung der Nerven und Nervenzellen am venösen Sinus und an den Venen ins Auge fassten. Sowohl bei Eidechsen wie bei Tritonen finden sich grosse Nervenzellengruppen an der Stelle, wo die Rami cardiaci zum Sinus treten, die folglich analog den Remak'schen Knoten des Frosches sind (Fig. 24 u. 25). Auf den Hohlvenen findet sich ein Netz feiner Nervenfasern, an dessen Vereinigungsstellen Gruppen von Nervenzellen sich anhäufen. Analog dem Frosche gehen beim Triton von dem Sinusknoten zwei Nervenzweige zur aufsteigenden Vene (Fig. 25).

Litteraturverzeichniss.

1. Th. W. Engelmann, Sur la manière dont l'excitation se propage dans le muscle cardiaque. Extrait des Archives Néerlandaises. T. XI.
2. Th. W. Engelmann, Zur Physiologie des Ureter. Pflüger's Arch. f. Physiol. 1869, Bd. II.
3. Al. Dogiel, Zur Kenntniss der Nerven der Ureteren. Arch. f. mikr. Anatomie.
4. Joh. Dogiel, Die Nervenzellen und Nerven des Herzventrikels beim Frosche. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 14 u. 21.
5. M. Lawdowski u. F. Owsjannikow, Grundzüge z. Erforschung der mikroskopischen Anatomie. 1888 (russisch).
6. Th. Openchowski, Ein Beitrag zur Lehre von den Herznervenendigungen. Diss. Dorpat 1884. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22. 1883.
7. H. Aubert, Die Innervation der Kreislaufsorgane. Handbuch d. Physiologie, herausg. von L. Hermann. Bd. IV, Thl. I. 1880.
8. Lauder Brunton, Pharmacology, Therapeutics and Materia Medica. 1887.
9. L. Ranvier, Leçons d'anat. génér. Appareils nerveux terminaux des muscles de la vie organique. Paris 1880.
10. P. Ehrlich, Ueber die Methylenblaureaction der lebenden Nervensubstanz. Deutsche medic. Wochenschrift No. 4. 1886.
11. B. Feist, Beiträge zur Kenntniss der vitalen Methylenblaufärbung des Nervengewebes. Archiv für Anat. u. Physiol. von His und Braune. 1890.
12. C. Arnstein, Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Anat. Anzeiger Jahrg. II, 1887 No. 5 u. No. 17. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.
13. R. Remak, Neurologische Erörterungen. Müller's Arch. 1848.

14. C. Ludwig, Ueber d. Herznerven d. Frosches. Müller's Arch. 1848.
15. Bidder, Arch. f. Anat. u. Physiol. 1852, 1863 u. 1868.
16. Kasem-Beck, Zur Kenntniss der Herznerven. Arch. für mikr. Anat. Bd. 24. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. 37. 1882.
17. Joh. Dogiel, Anatomie und Physiologie des Herzens der Larve von Corethra plumicornis. Mémoires de l'Academie Impériale des sciences des St. Petersb. 7me Série. 1877.
18. C. Arnstein, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 29.
19. Gust. Retzius, Zur Kenntniss der Ganglienzellen des Sympathicus. Verhandlungen des Biolog. Vereins in Stockholm. Bd. II, 1889. No. 1—2.
20. L. Ranvier, Comptes rendus hebd. de séances de l'Academie des Sciences. T. 81, 1875.
21. J. Arnold, Virchow's Arch. Bd. 32, 1865.
22. L. Beale, Philosophical Transactions. 1863.
23. Kasem-Beck, Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1888.
24. W. Vignal, Recherches sur l'appareil ganglionaire du coeur des vertébrés. Laboratoire d'histologie du Collège de France. Travaux de l'année 1881.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX, XXI u. XXII.

Fig. 1. Das Präparat ist mit Osmiumsäure behandelt. Hartn. Syst. 2, Ocul. 3. c — Kehlkopfknorpel; vs — ram. cardiac. n. vagi sinistri; vd — ram. card. n. vagi dextri; aa — rami recur. n. cardiaci zum Pharynx; vps — vena pulmonalis sinistra; vpd — vena pulmonalis dextra; R.R. — Remak'sche Knoten; vpc — vena pulmonalis communis; L — Ludwig'sche Knoten; B.a — der vordere Bidder'sche Knoten; B.p — der hintere Bidder'sche Knoten; ra — Nervenbündel zu den Vorhöfen; ma — die Muskelbündel der Vorhöfe; as — Nervenanastomose auf der Vorhofsscheidewand des Frosches.

Fig. 2. Anastomose der Herzzweige des Vagus vom Frosche. Das Präparat ist mit Osmiumsäure behandelt. Hartn. Syst. 4, Ocul. 3. Vag. sin. — ram. cardiacus n. vagi sinistri; vag. d. — ram. cardiacus n. vagi dextri; R.R. — Remak'sche Knoten; n.n. Nerven a. n. cardiaco zu den absteigenden Hohlvenen; nv — Nerven zur aufsteigenden Hohlvene; r — Nervennetz auf der hinteren Sinusfläche.

Fig. 3. Nervennetz an der Atrioventrikulargrenze; a — Vorhofsmuskulatur; ra Nervenzweig vom vorderen Bidder'schen Knoten der Atrioventrikulargrenze; rp — Nervenzweig vom hinteren Bid-

der'schen Knoten. Syst. 4. Ocul. 3. Das Präparat ist mit Methylenblau gefärbt.

Fig. 4. Nervenvertheilung unterhalb der Klappen an der inneren Ventrikelfläche des Froschherzens. Methylenblaufärbung. Hartnack Syst. 4, Ocul. 3. V — der untere Theil der Klappe; rr — Nervenbündel, welche theils in der Klappe verlaufen und dann sich nach unten senken; a — Anastomose dieser Nervenbündel; d — Zerfall eines solchen Bündels in ein Nervennetz, das die Ventrikeltrabekeln umflicht (tr).

Fig. 5. Nervennetz in den äusseren Theilen der Herzspitze vom Frosch. G — Grundgeflecht; P u. T — secundäres und tertiäres Netz. Methylenblaufärbung. Fixirt mit pikrinsaurem Ammoniak. Hartnack Syst. 7, Ocul. 3.

Fig. 6. Nervennetz von der inneren Herzspitzenfläche vom Frosch Methylenblau und pikrinsauses Ammoniak. Hartnack Syst. 7, Ocul. 3.

Fig. 7. Nervennetz auf der Atrioventrikularklappe. Methylenblau und pikrinsaures Ammoniak. Hartnack Syst. 4, Ocul. 3.

Fig. 8. Das oberflächliche Nervennetz auf dem Bulbus arteriosus vom Frosch. Methylenblau und pikrinsaures Ammoniak. Hartn. Syst. 4, Ocul. 3. G — Grenze zwischen dem oberhalb gelegenen Bulbus und dem unterhalb gelegenen Ventrikelstreifen (P).

Fig. 9a. Nerven und Nervenzellen der aufsteigenden Hohlvene beim Frosch. Das Präparat ist mit Osmiumsäure behandelt. Hartn. Syst. 2, Ocul. 3. R.R. — die Remak'schen Knoten; a — Anastomose zwischen denselben; nv — Nerven, welche von der Anastomose längs der hinteren Sinuswand und der aufsteigenden Hohlvene herablaufen; KK — die zu unterst gelegenen Gangliengruppen der aufsteigenden Vene; va — Grenze zwischen dem Sinus und der aufsteigenden Hohlvene; c — Anastomose der Nerven auf der aufsteigenden Hohlvene.

Fig. 9b. Gruppe von Nervenzellen von der aufsteigenden Hohlvene (des früheren Präparates) vergrössert. Hartn. Syst. 7, Ocul. 3.

Fig. 10. Nervenzellen Venae cavae dextrae des Frosches mit Osmiumsäure behandelt. Hartnack Syst. 7, Ocul. 3. rv — ram. pulmonalis n. vagi zum Sinus; rvp — ram. pulm. n. vagi zum Pericardium nach oben.

Fig. 11. Das mit $1/_{2}$procentiger wässeriger Essigsäurelösung behandelte Präparat ist mittels einer Lupe (Vergrösserung $3^{1}/_{2}$mal) abgezeichnet. Es bringt die Lage der Nervenzellen an der rechten absteigenden Hohlvene des Frosches zur Ansicht. vca — vena cava ascendens; vcs — vena cava sinistra descendens; vcd — vena cava dextra descendens; rp — ram. pulmonalis n. vagi mit einem Zweig zum Sinus; M — die Stelle auf der vena cava dextra, an welcher die Nervenzellen sich annähernd befinden.

Fig. 12. Nervenzellen an der Basis des Bulbus arteriosus vom Frosch

n — Nervenfäden. Das Präparat ist mit Osmiumsäure behandelt. Hartnack Syst. 7, Ocul. 3.

Fig. 13. Nervenzellen an der Basis des Bulbus arteriosus vom Frosch. Das Präparat ist mit Osmiumsäure behandelt. Hartn. Syst. 7, Ocul. 3. V — Ventrikelstreifen (die Hauptmasse der Muskulatur ist entfernt); at — ein Theil des Vorhofs; n — Nervenfasern; ch — bindegewebiger Strang in der Richtung zum Ventrikel hin.

Fig. 14. Nach der Behandlung mit Osmiumsäure wurde der Bidder'sche Knoten mittels eines Mikrotoms der Länge nach durchschnitten, um das Verhältniss der myelinhaltigen Nervenfasern zu den Nervenzellen zu zeigen. A — centrales und B — peripheres Ende des Schnittes; cel — Nervenzellen; n — markhaltige Nervenfasern; pp — centralwärts gerichtete Zellfortsätze; s — Bindegewebsfasern; c — Kerne des Bindegewebes. Hartnack Syst. 7, Ocul. 3.

Fig. 15. Querschnitt durch das wie oben angegeben behandelte Ganglion. Hartnack Syst. 7, Ocul. 3. cel — Zellen; n — markhaltige Nerven; s — Bindegewebe und c — dessen Kerne.

Fig. 16. Um das Verhältniss der Nerven zu den Nervenzellen zu zeigen, ist das Präparat mit Methylenblau und Pikrokarmin von Hoyer behandelt worden. Hartnack Syst. 4, Ocul. 3. Dünne Nervenfäden umstricken die Nervenzellen des Bidder'schen Knotens. Bg — der Bidder'sche Knoten; n — Nervenfaserbündel in der Atrioventrikularklappe; nc — der Scheidewandnerv mit anliegenden Nervenzellen.

Fig. 17. Nervenzellen am Hauptstamm des Scheidewandnerven mit Osmiumsäure behandelt. Hartn. Immers. 9. Ocul. 3. pl — Protoplasma; n — nucleus; no — nucleolus; p — gerader Zellfortsatz; t — Zellhülle; c — Kerne der Zellhülle.

Fig. 18. Wie das vorige Präparat. Die geraden Zellfortsätze sind von Osmiumsäure stark gefärbt, so dass sie fast bis zum Kern durchschimmern.

Fig. 19. Fünf Nervenzellen gleich einer Weintraubenähre am Hauptstamm des Scheidewandnerven vom Frosch. p — der gerade Zellfortsatz; n — Nervenfaserbündel; t — Bindegewebsfasern. Das Präparat ist mit Osmiumsäure behandelt. Hartn. Syst. 9, Immers. Ocul. 3.

Fig. 20, 21 u. 22. Nervenzellen vom Hauptstamm der Scheidewandnerven mit dem Netz dünnster Fibrillen, welche durch die Zellhülle hindurchschimmern. Methylenblau und Pikrokarmin Hoyer's. Hartnack Immers. 9, Ocul. 3. Bei Fig. 21: c — Zellhülle; pl — Zellinhalt mit gelbem Pigment, das auch durch das in die Vene geführte Methylenblau nicht verändert wurde; f — Knäuel von Fibrillen durch die Zellhülle hindurchschimmernd; s — Fortsetzung dieser Fibrillen in Gestalt von geraden und spiraligen Fäden, welche den geraden Fortsatz bilden

n — Kern mit Kernkörperchen; e — Kern der Hülle mit Karmin gefärbt.

Fig. 23. Der Sinus mit den Hohlvenen von Emys caspica. Intrapericardialer Theil dieser Gebilde. Die Venen sind an der vorderen Wand durchschnitten und ausgebreitet. Hintere Ansicht. Das Präparat ist mit $^1/_2$procentiger wässeriger Essigsäurelösung behandelt und mittels einer Lupe gezeichnet worden (Vergr. $2^1/_2$mal). Das Netz auf den Venen ist bei Syst. 2 u. 4 und Ocul. 3 von Hartnack aufgenommen. vps — vena pulmonalis sinistra; vpd — vena pulmonalis dextra; vcd — vena cava dextra; vcs — vena cava sinistra; vag.d — ram. cardiacus vagi dextri; vag.s — ram. card. vagi sinistri; sd — ram. cardiacus n. sympathici dextri; ss — ram. card. n. symp. sinistri; va — Oeffnung an der Einmündungsstelle der vena cava inferior; rs — Netz aus Fasern des Sympathicus; a — Anastomose der Herznerven; n — Theilung des n. cardiacus dexter beim Uebergang auf den Herzventrikel.

Fig. 24. Sinus und Venen von Phrynocephalus helioscopus nach der Behandlung mit $^1/_2$procentiger wässeriger Essigsäurelösung. Halbschematisch. 4fache Vergrösserung. Die Nervenzellen sind bei Syst. 2 und Ocul. 3 von Hartnack aufgenommen. vcs — vena cava sinistra; vcd — vena cava dextra; va — vena cava ascendens; vp — venae pulmonales; vag.s — n. cardiacus sin. n. vagi; vag.d — n. card. n. vagi dextri; R.R — Remak'sche Knoten.

Fig. 25. Der Sinus mit den Venen von Triton cristatus. $^1/_2$procentige wässerige Lösung von Essigsäure. Halbschematische Darstellung. 4fache Lupenvergrösserung. Nervenzellen bei Syst. 2 und 4 und Ocul. 3 von Hartnack. vcd — vena cava dextra (descendens); vcs — vena cava sinistra; sd — n. sympathicus dexter, d. h. ram. cardiacus n. sympathici dextri; ss — ram. cardiac. n. sympath. sinistri; r — Nervenzweig, welcher von den Ganglien zur aufsteigenden Vene herabsteigt; vag — ram. card. n. vagi; vp — vena pulmonalis; va — vena cava ascendens.

Ueber die Pigmentation der Uterinschleimhaut des Schafes.

Von

Dr. Julius Kazzander,
Assistent des anatomischen Instituts an der kön. Universität in Padua.

Hierzu Tafel XXIII.

Ueber die Pigmentation der Uterinschleimhaut bei den Säugethieren berichten nur wenige Autoren. Solowjeff[1]) hat in der Uterinschleimhaut brünstiger Hündinnen Pigmentbildung nachgewiesen. Er meint, dass bei den genannten Thieren rothe Blutkörperchen von farblosen aufgenommen werden und ihr Farbstoff innerhalb der letzteren sich in Pigment umwandle. Die Quelle der Blutung verlegte Solowjeff in die Graaf'schen Follikel, da er geborstene Gefässe in der Uterinschleimhaut nicht bemerkte.

Altmann[2]) sagt, dass die Pigmentbildung in der Uterinschleimhaut der Hündinnen an den Ablösungsstellen der Placenta stattfindet. Die Pigmentkörper folgen in der ersten Zeit nach der Geburt dem Verlaufe der Gefässe, später aber sind sie diffus im Gewebe zerstreut.

Am ausführlichsten hat Bonnet die Pigmentbildung in der Uterinschleimhaut, und zwar bei Schafen, untersucht. In seiner ersten Abhandlung[3]) sagt dieser Autor, dass das Pigment sich bei den erwähnten Thieren über die ganze Schleimhautoberfläche des Uterus erstrecken kann, zuweilen aber bleiben die Karunkeln davon frei, oder umgekehrt, es sind bloss die Karunkeln gefärbt

1) Jahresberichte über die Fortschritte der Anatomie und Physiologie von Fr. Hoffmann und G. Schwalbe, 6. Bd. 1. Abth. S. 51 bis 53. Leipzig 1878.

2) Ibidem.

3) Ueber Melanose der Uterinschleimhaut bei Schafen. Deutsche Zeitschrift für Thiermedizin und vergleichende Pathologie. 6. Bd. 5. und 6. Heft, S. 419. Leipzig 1880.

und die übrige Schleimhaut nicht. Das Pigment wird nach Bonnet in den tieferen Lagen des Bindegewebes der Schleimhaut gebildet, vorwiegend in der Nähe der Kapillaren, und erscheint in Form von gelbbräunlichen, glänzenden, scharf kontourirten, homogen oder schwach gekörnten Schollen von wechselnder Grösse, einzeln oder in drusigen Conglomeraten. Diese Pigmentschollen werden von Wanderzellen umgeben, welch letztere sie in sich aufnehmen, dadurch immer grösser und grösser und schliesslich zu wirklichen Pigmentzellen werden, welche das Pigment gegen die Schleimhautoberfläche führen und hier mit benachbarten Pigmentzellen anastomosiren. An melanotischen Schleimhäuten, an welchen die Wanderung des Pigmentes schon abgeschlossen war, fand Bonnet keine mit Pigment beladenen Wanderzellen vor; da aber auch in solchen Schleimhäuten die Farbstoffballen noch in wechselnder und zum Theil sehr erheblicher Menge im Gewebe vorhanden sind, so meint Bonnet, dass nicht die ganze Farbstoffmasse von Lymphoidzellen aufgenommen wird. Bonnet führt schliesslich an, dass die das Pigment beherbergenden Wanderzellen zu Grunde gehen und in Folge dessen das Pigment austreten und frei im Gewebe liegen kann.

In einer zweiten Abhandlung[1]) sagt Bonnet, dass das Aussehen und die Verbreitung der Pigmentschollen vermuthen lässt, dass sie als ausgetretene und zusammengebackene mehr oder weniger veränderte Derivate von rothen Blutkörperchen aufgefasst werden müssen. Diese Vermuthung suchte er durch die chemische Reaktion zu bekräftigen, wobei ihm aber die Perls'sche auf Eisen im Allgemeinen nicht gelang; bei der Anwendung des Eosin als Reagens auf Hämoglobin erhielt er jedoch in mehreren Fällen eine schmutzig rothe Färbung der Pigmentschollen. Die Lymphoidzellen, welche das Pigment aufnehmen und dann gegen die Oberfläche der Schleimhaut führen, gehören nach Bonnet zu den eosinophilen Zellen und kommen in zahlreichen Exemplaren vor; sie scheinen in spätern Stadien zu Grunde zu gehen, das Pigment wird dadurch frei und liegt nun als diffuse, grobkörnige, hellbraune Farbstoffmasse nicht mehr in Zellen, sondern frei im Gewebe.

1) Ueber Melanose der Uterinschleimhaut bei brünstigen und kurze Zeit trächtigen Schafen. Deutsche Zeitschrift für Thiermedizin und vergleichende Pathologie. 7. Bd., 5. und 6. Heft, S. 365. Leipzig 1882.

Wie sich aus dieser Zusammenstellung der Literaturangaben ergibt, sind die Autoren darüber einig, dass das Pigment in der Uterinschleimhaut der Thiere auf ein Extravasat zurückzuführen ist; sie differiren aber in ihren Anschauungen über die Lokalisation des letzteren. Auch ist es keinem der Autoren gelungen das Extravasat zu sehen und so den direkten Zusammenhang zwischen diesem und der Pigmentbildung nachzuweisen. Denn auch Bonnet vermuthet nur aus dem Aussehen und der Verbreitung der Pigmentschollen, dass sie aus ausgetretenen rothen Blutkörperchen entstanden sind, er scheint eben rothe Blutkörperchen als solche im extravasirten Zustande nicht gesehen zu haben, sondern nur Pigmentschollen, die denselben nach Aussehen und Verbreitung glichen; er muss deshalb auch zu chemischen Reaktionen greifen, um seine Vermuthung zu stützen, aber auch diese ergaben kein sicheres und constantes Resultat. Das wichtigste positive Ergebniss der Untersuchungen von Bonnet ist, dass das gebildete Pigment von Wanderzellen aufgenommen und von seiner Ursprungsstelle in der Tiefe des Schleimhautgewebes nach der Oberfläche gefördert wird. Es wäre dies ein der normalen Entstehungsweise des Pigmentes in der Haut und den Haaren ähnlicher Vorgang, wie später, nach Bonnet, verschiedene Autoren (Riehl, Aeby, Ehrmann, Kölliker) für die erwähnten Gebilde festgestellt haben.

Der Uterus des Schafes zeigt auf Sagittalschnitten an der Stelle einer Karunkel folgende Schichten: 1. eine Cylinderepithelschichte. 2. Das Grundgewebe der Schleimhaut mit vielen kernartigen Gebilden und Gefässen, die bis zur Epithelschichte hinaufreichen und unter einander netzförmig verbunden sind. Im Bereiche der Karunkeln sieht man an der Schleimhautoberfläche keine Drüsenmündungen; Drüsen fehlen aber auch hier nicht, nur liegen sie in der Tiefe des sehr hohen Schleimhautgrundgewebes, ganz nahe der nächstfolgenden Muskelschichte, und stellen bloss die Ausläufer der benachbarten Uterindrüsen vor. 3. Ein Stratum von quergetroffenen glatten Muskelfasern, welche durch Bindegewebszüge in Bündel gesondert werden. 4. Eine Schichte von regellos angeordneten Balken von Bindegewebs- und längsgetroffenen Muskelfasern. In dieser Schichte liegen auch die Hauptstämme der Gefässe, welche, die über ihnen liegende Muskelschichte senkrecht durchbohrend, in die Schleimhaut eindringen

und sich hier in feinere Aeste auflösen. 5. Balken von parallel angeordneten und längsverlaufenden Muskelfasern, welche durch Bindegewebszüge geschieden werden. 6. Ein Stratum, welches aus regellos zerstreuten längs- und querverlaufenden glatten Muskelfasern zusammengesetzt ist. 7. Eine breite Schichte von wellenförmigen längsgetroffenen Bindegewebsfasern. Das Schleimhautgrundgewebe und die unter demselben liegende erste Muskelschichte sind nicht streng von einander abgesondert, denn es erstrecken sich Züge von Muskelfasern zwischen die Drüsenschläuche eine Strecke weit hinein.

Construirt man sich auf Grund der obigen Beschreibung das Querschnittsbild der Muskellagen, dann erhält man mit geringer Modification, welche durch das Auftreten der als vierte Schichte des sagittalen Gesammtschnittes angeführten Muskellage gegeben wird, im Wesentlichen die bekannten drei Muskelschichten des Uterus, eine innere cirkuläre, eine mittlere longitudinale und eine äussere gemischte, wo Längs- und Cirkulärfasern — und zwar letztere in überwiegender Mehrheit — unter einander gemengt sind.

Untersucht man den Uterus ganz junger Schafe, am besten solcher, die noch nicht geworfen haben[1]), dann begegnet man häufig solchen Exemplaren, die an irgend einer Stelle einer Karunkel einen oder mehrere mit freiem Auge kaum wahrnehmbare scharf umschriebene grünliche Flecke zeigen; an anderen Tragsäcken, und zwar am ehesten an solchen, die schon trächtig gewesen, findet man, dass die Schleimhaut an den Karunkeln röthlich-braun gesprenkelt ist; auch kann die ganze Oberfläche einer Karunkel in dieser Weise verfärbt sein. Schliesslich begegnet man solchen Tragsäcken, welche fast vollständig schwarz sind, oder in denen nur eine grössere oder geringere Zahl von Karunkeln mehr oder weniger intensiv pigmentirt ist, wie dies von Bonnet ganz richtig beschrieben wurde.

Schon a priori musste man an einen Zusammenhang der Vorgänge denken, welche die angedeuteten Veränderungen der Schleimhaut verursachen, deren Anfang die erwähnten mit freiem

1) Dass der Uterus von einem Schafe herrührt, welches noch nicht geworfen hat, erkennt man daran, dass derselbe sehr dünnwandig ist, und die Karunkeln, im Gegensatze zu denen eines schon trächtig gewesenen Tragsackes, keine dellenförmige Vertiefung an ihren Kuppeln zeigen, sondern ganz abgerundet sind.

Auge kaum sichtbaren Flecke, und deren Ausgang die mehr oder weniger intensive Pigmentation der Schleimhaut darstellt.

Untersucht man solche Tragsäcke, an denen die Karunkeln an ihrer Oberfläche ein oder mehrere scharf umschriebene grünliche Pünktchen zeigen, indem man Schnitte durch dieselben macht, dann sieht man unter dem Mikroskope, dass jene punktförmigen Verfärbungen der Schleimhaut von einer Hämorrhagie herrühren, welche unmittelbar unter dem Epithel derselben statt hat. In den allerjüngsten Stadien der Hämorrhagie, die sich äusserlich durch gar kein Merkmal kundgeben, wo man mit freiem Auge nicht einmal die erwähnten punktförmigen Verfärbungen und auch bei schwacher Vergrösserung an Schnitten unter dem Mikroskope noch keine Zeichen von einer Hämorrhagie wahrnimmt, zeigt das Mikroskop bei stärkeren Vergrösserungen, dass in den obersten Partien der Schleimhaut, jedoch immer unterhalb des Epithelstratums, nie zwischen den Epithelzellen selbst, einzelne rothe Blutkörperchen unregelmässig zerstreut, in dem kernreichen Schleimhautgrundgewebe liegen (Fig. 1). Ist die Hämorrhagie weiter vorgeschritten, so dass sie, wie erwähnt, schon mit freiem Auge als verfärbtes Fleckchen der Schleimhaut wahrzunehmen ist, dann sieht man unter dem Mikroskope zunächst bei schwacher Vergrösserung einen mehr oder weniger grossen gelblich-grünen Fleck unmittelbar unter der Epithelschichte (Fig. 2). Ist die Hämorrhagie noch weiter vorgeschritten, dann kann man längs der ganzen Karunkel unter dem Epithel eine Schichte erkennen, die sich durch ihre grünlichgelbe Farbe, durch das Gedrängtsein ihrer Elemente scharf von dem Epithel und etwas weniger markirt von den tieferen Theilen des Schleimhautgrundgewebes abhebt (Fig. 3). Stärkere Vergrösserungen zeigen, dass die erwähnten gelblich-grünen Flecke von ausgetretenen rothen Blutkörperchen zusammengesetzt sind, welche frei im Gewebe herumliegen, und die dadurch, dass sie zwischen den kernartigen Gebilden des Schleimhautgrundgewebes lagern, netzförmig angeordnet sind (Fig. 4). In der Tiefe des letztern sind nur sehr wenige freie rothe Blutkörperchen nachzuweisen.

Das Extravasat stammt an Ort und Stelle aus den Blutgefässen, welche, wie erwähnt, im Schleimhautgrundgewebe bis zur Epithelschichte hinaufreichen. Dafür spricht das Vorhandensein von strotzend mit Blutkörperchen gefüllten und stellenweise er-

weiterten Gefässen in der Nähe der Epithelschichte und die Anwesenheit von freien Blutkörperchen in unmittelbarer Nähe solcher erweiterter Gefässstellen, an welchen jene offenbar die Gefässe verlassen haben (Fig. 5). Die ausgetretenen Blutkörperchen liegen, wie erwähnt, frei im Grundgewebe der Schleimhaut und wandeln sich hier in Pigment um, welches bezüglich seiner Lokalisation, der Grösse der kleinsten es zusammensetzenden Elemente, das Verhalten der rothen Blutkörperchen, aus welchen das Extravasat bestand, wiederholt. Das heisst, auch das Pigment liegt zum grössten Theile unmittelbar unter dem Epithel, gegen welches es scharf abgesetzt erscheint, weniger markirt ist die Grenze desselben gegen die Tiefe des Schleimhautgrundgewebes, in welches einzelne Streifen von Pigment mehr oder weniger tief hineinreichen. Beobachtet man letzteres bei schwacher Vergrösserung, dann bietet es ganz das Bild von anastomosirenden Pigmentzellen (Fig. 6); allein stärkere Vergrösserungen zeigen, dass sowohl die grösseren Pigmentklumpen, welche wie der Körper einer Pigmentzelle aussehen, als auch die Pigmentstreifen, welche die Fortsätze einer solchen Zelle nachahmen, aus aneinander gereihten einzelnen Körnchen bestehen, deren Grösse derjenigen eines rothen Blutkörperchens entspricht (Fig. 7). Ebenso wie die letztern um die kernartigen Gebilde des Schleimhautgrundgewebes gelagert sind und dadurch eine retikuläre Anordnung zeigen, liegt auch das Pigment netzförmig angeordnet um dieselben Gebilde herum. Man sieht sehr oft, dass ein dem Grundgewebe der Schleimhaut angehörendes kernartiges Gebilde von einem Pigmenthofe umgeben ist, und man würde glauben eine mit Kern versehene Pigmentzelle vor sich zu haben, wenn Grösse, Form, überhaupt das ganze Aussehen des vom Pigment umschlossenen Gebildes nicht vollständig den benachbarten kernartigen Formationen des Grundgewebes der Schleimhaut glichen und man nicht deutlich die Zusammensetzung des Pigmentes aus einzelnen Kügelchen nachweisen könnte. Wenn die Pigmententwicklung weiter vorgeschritten ist, das heisst, wenn alle ausgetretenen rothen Blutkörperchen in Pigment umgewandelt sind, dann aggregiren sich benachbarte Pigmentkügelchen, und man trifft dann auch grössere Klumpen von Farbstoff, die verschiedene Formen zeigen und nicht mehr wie in früheren Stadien die Zusammensetzung aus einzelnen Kügelchen erkennen lassen.

Ich sagte oben, dass die Hämorrhagie im oberen Theile der Schleimhaut unterhalb des Epithels statt hat, und dass das Pigment, da es sich aus dem Extravasat entwickelt, an demselben Orte zu finden ist; auch erwähnte ich, dass in den tieferen Theilen der Schleimhaut nur wenige ausgetretene rothe Blutkörperchen sich vorfinden. Dementsprechend sieht man an letzteren Stellen nur wenig Pigment, und zwar oft in Form von Streifen, die, wenn auch nicht immer, so doch häufig den Gefässen entlang ziehen, enge deren Wänden anliegen, einzeln verlaufen oder mit benachbarten Streifen sich verbinden. Auch diese Pigmentstreifen lassen sich bei stärkeren Vergrösserungen in kleine Kügelchen auflösen, welche rosenkranzförmig angeordnet sind, deren Form und Grösse denjenigen der rothen Blutkörperchen entsprechen, aus welchen sie hervorgegangen sind. Es ist häufig sehr schwer zu entscheiden, welche Beziehung eigentlich zwischen den Pigmentstreifen und den Gefässwänden statt hat, namentlich ob jene innerhalb oder ausserhalb der letzteren liegen.

Es geht aus diesen Untersuchungen hervor, dass das Pigment in der Uterinschleimhaut des Schafes an Ort und Stelle entsteht, das heisst, dass es sich dort bilde, wo das Extravasat erfolgt, und zwar in der Höhe und nicht in der Tiefe der Schleimhaut, wie Bonnet annahm. Dies erklärt auch die Erscheinung, dass man das Pigment zum grössten Theil unmittelbar unter dem Epithel und nicht in der Tiefe der Schleimhaut findet; auch ist bei dem ganzen Prozesse der Pigmentbildung die Thätigkeit von Wanderzellen, welche nach Bonnet das in der Tiefe der Schleimhaut gebildete Pigment in die oberen Partien derselben führen sollen, ganz überflüssig, da ja das Pigment, wie ich nachgewiesen habe, schon von vornherein in den oberen und nicht in den tiefen Theilen der Schleimhaut sich befindet. Ich will hiermit durchaus nicht die Richtigkeit der Lehre über die physiologische Entstehungsweise des Pigmentes in der Haut und in den Haaren, wo bekanntlich nach den übereinstimmenden Ansichten der Autoren das Pigment in tieferen Theilen sich bildet und von Wanderzellen in höhere Gebiete gefördert wird, in Abrede stellen, sondern möchte nur Bonnet gegenüber, der bei der Bildung des Pigmentes in der Uterusschleimhaut des Schafes einen, namentlich mit Rücksicht auf die Wanderung des Pigmentes ähnlichen Vorgang annahm, betonen, dass

das Pigment im Uterus dieser Thiere keinem Wanderungsprozess unterliegt, und dass hier die Pigmententwicklung überhaupt in ganz analoger Weise erfolgt, wie die Pigmentbildung aus Extravasaten sonstwo, dass das bei der Brunst der Schafe entstehende Extravasat sich so verhält, wie pathologische Extravasate im Allgemeinen, und dass die Art und Weise der Umänderungen desselben auch nicht verschieden ist.

Nun sind aber die Anschauungen der Autoren über die Bildung von Pigment aus Extravasaten unter einander nicht übereinstimmend. Virchow[1]) nahm zweierlei Entstehungsweisen an, je nachdem das Hämatin die rothen Blutkörperchen verlässt oder nicht. Im ersten Falle imbibirt es die umliegenden Gewebe und schlägt sich dann in Form von Körnern und Klumpen oder Krystallen von verschiedener Grösse nieder, welche von zelligen und nicht zelligen Gebilden aufgenommen werden. Das Pigment kann später die Zellen verlassen und frei werden, wenn nämlich die Zelle auf irgend eine Weise zu Grunde ging. Im zweiten Falle wandeln sich die rothen Blutkörperchen direkt in Pigment um und es liegt dieses frei im Gewebe herum, ausserhalb von Zellen.

Nach Langhans[2]) geht die Pigmentbildung aus Extravasaten im lebenden Körper so vor sich, dass die rothen Blutkörperchen des Extravasats von kontraktilen Zellen aufgenommen werden, in welchen sie sich dann zu körnigem Pigment umwandeln. Auf diese Weise entstehen pigmentirte Spindelzellen, welche aus den kontraktilen Zellen hervorgehen. Nach Langhans kommt ursprünglich freies körniges Pigment nie vor, und wenn man solches in gewissen Stadien findet, war dasselbe primär doch in Zellen eingeschlossen und wurde erst durch fettige Entartung dieser Zellen frei. Nur in Krystallformen kommt das Pigment auch frei in dem Gewebe vor. Langhans negirt also die direkte Umwandlung der rothen Blutkörperchen in Pigment; er gibt auch die Bildung von körnigem Pigment aus dem diffundirten Blutfarbstoff nicht zu und meint, dass solches nur als Leichenerscheinung vorkommt, aber nie am Lebenden anzutreffen ist.

---

1) Die pathol. Pigmente, Archiv für path. Anatomie und Physiologie und für klin. Medizin. 1. Bd., 2. Heft, S. 379 u. d. f. und 1. Bd., 3. Heft, S. 407 u. d. f. Berlin 1847.

2) Beobachtungen über Resorption der Extravasate und Pigmentbildung in denselben. Ibidem 49. Bd., S. 66. Berlin 1870.

Arnold[1]) hat die blutkörperchenhaltigen Zellen von Langhans in Frage gestellt und lässt das körnige und krystallinische Pigment in Extravasaten, ähnlich Virchow, frei aus den rothen Blutkörperchen durch Diffusion ihres Farbstoffes entstehen.

Wenn wir uns fragen, welcher der angeführten pathologisch-anatomischen Beobachtungen die Art und Weise entspricht, nach welcher sich in der Uterinschleimhaut des Schafes das Pigment aus dem Blutextravasate bei der Brunst bildet, dann müssen wir sagen, dass es sich hier im Sinne Virchow's um direkte Umwandlung von rothen Blutkörperchen in Pigment, frei im Gewebe, ausserhalb von Zellen handelt.

Ob das Pigment, wenn es einmal gebildet wurde, an Ort und Stelle verbleibt, oder aber, wie Bonnet meint, in späterer Zeit verschwindet, hierüber kann ich gar nichts Positives berichten.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII.

Sämmtliche Figuren beziehen sich auf den Uterus des Schafes, und zwar auf Schnitte, welche an Stellen gemacht wurden, wo eine Karunkel sass.

Fig. 1. Querschnitt. 1. Epithel. 2. Grundgewebe der Schleimhaut mit einzelnen ausgetretenen rothen Blutkörperchen. Nachet Ocul. I. Obj. V. Eingeschobener Tubus.

Fig. 2. Querschnitt. 1. Epithel. 2. Grundgewebe der Schleimhaut. 3. Hämorrhagischer Fleck. Nachet Ocul. I. Obj. I. Eingeschobener Tubus.

Fig. 3. Sagittalschnitt. Bezeichnung und Vergrösserung wie bei der vorausgehenden Figur.

Fig. 4. Querschnitt. 1. Epithel. 2. Grundgewebe der Schleimkaut mit ausgetretenen rothen Blutkörperchen. Nachet Ocul. I. Obj. V. Eingeschobener Tubus.

Fig. 5. Querschnitt. 1. Epithel. 2. Grundgewebe der Schleimhaut mit Gefässen, die stellenweise erweitert sind. Nachet Ocul. I. Obj. V. Eingeschobener Tubus.

Fig. 6. Querschnitt. 1. Epithel. 2. Grundgewebe der Schleimhaut mit Pigmentablagerung in demselben. Nachet Ocul. I. Obj. I. Ausgezogener Tubus.

Fig. 7. Schnittrichtung und Bezeichnung wie bei der vorangehenden Figur. Nachet Ocul. I. Obj. V. Eingeschobener Tubus.

---

1) Ueber Diapedesis. Erste Mittheilung. Archiv f. path. Anatomie und Physiologie und für klin. Medizin. 58. Bd., 2. Heft, S. 203—253. Berlin 1873.

(Aus dem II. anatomischen Institut der Universität zu Berlin.)

Zur Frage der Blutbildung aus dem Entoderm.

Von

H. K. Corning,
Assistent am II. anatomischen Institut zu Berlin.

Hierzu Tafel XXIV.

Bei den zahlreichen Erörterungen über die Blutbildung und über die Herkunft der Gefässwandungen hat merkwürdiger Weise eine wichtige Beobachtung von Kupffer aus dem Jahre 1882 nirgends die gebührende Erwähnung und Erwägung gefunden. In dem ersten Theil seiner Arbeit „Ueber die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifens" (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882) beschreibt Kupffer auf S. 17 eine Sagittalschnittserie durch das Blastoderm von Coluber Aesculapii im Gastrulastadium und erwähnt merkwürdige Zellstränge, die, vom Entoderm (nach Kupffer: Paraderm) ausgehend, sich theils in den Dotter einsenken, theils gegen das schon stark entwickelte Mesoderm vorspringen (Fig. 17 von Kupffer). Diese Zellstränge oder Zellhaufen sind vielfach hohl, zum Theil auch derart, dass in die Höhlung eine Anzahl von Zellen vorspringen, nach Art der Blutkörperchen in einer halbausgehöhlten Blutinsel. Kupffer deutet diese Gebilde als die ersten Gefäss- und Blutbildungen, verknüpft aber damit die Vorstellung, dass die betreffenden Zellstränge „parablastischen" Ursprungs seien, d. h. aus den oft besprochenen Dotterkernen oder Merocyten abstammen. Er sagt ausdrücklich: „Die umgekehrte Ansicht, dass Zellen mit Kernen sich vom Paraderm (= Entoderm) ablösen, um in den Dotter einzuwandern und die Metamorphose zu den mit Nucleolen versehenen Kugeln einzugehen, erscheint mir als zu haltlos, als dass ich dieselbe discutiren möchte."

Als ich in diesem Sommer zu ganz anderen Zwecken eine Serie von Reptilienkeimscheiben sammelte, erhielt ich neben ziemlich zahlreichen Gastrulastadien von Lacerta agilis bloss ein Stadium von Tropidonotus natrix, an welchem ich, ohne von der Kupffer'schen Beschreibung zu wissen, die von ihm erwähnten Zellstränge bei Betrachtung der Keimscheibe als Flächenpräparat zu sehen bekam. Die merkwürdigen Bilder veranlassten mich, die Sache genauer zu untersuchen und auch bei Lacerta agilis und Anguis fragilis nachzusehen, ob sich etwas Aehnliches finde. Bei dem regen Interesse, welches jetzt der Blutbildung zugewendet ist, glaube ich mich berechtigt, meine Beobachtungen kurz niederzulegen, da es sich doch um Erscheinungen handelt, die man auf den ersten Blick mit einer Blutbildung aus dem Entoderm in Zusammenhang zu bringen geneigt ist. Selbstverständlich nehme ich mir nicht aus einem sehr beschränkten Material das Recht, über lang schwebende Fragen abzuurtheilen, doch dienen vielleicht die zu beschreibenden Thatsachen dazu, den einen oder den andern Punkt aufzuklären oder zu neuer Forschung in bestimmter Richtung anzuregen.

Tropidonotus natrix.

Das einzige Gastrulastadium, welches ich von 40 im Mai und Juni geöffneten trächtigen Schlangen erhielt, war wohl etwas weiter entwickelt, als das von Kupffer geschnittene Stadium. Die 12 Keimscheiben zeigten in Bezug auf Form und Grösse des Urmundes Verschiedenheiten, welche Kupffer auf Fig. 40 seiner Abhandlung abgebildet hat. Bei mehreren Keimscheiben hatte sich schon die Kopffalte erhoben. Auf dieses Stadium beziehen sich Fig. 1 und die folgenden der Sagittalschnittserie entnommenen Bilder.

Betrachten wir nun eine solche Keimscheibe, nachdem sie vom Dotter abgelöst ist (die Operation ist bei Schlangen wegen des zähen Dotters schwieriger als bei Lacerta agilis), so sehen wir den bogenförmig gekrümmten Urmund, welcher den breiten, schlitzartigen Eingang zur Urdarmhöhle bildet (Fig. 1). Kopfwärts von demselben ist die Keimscheibe undurchsichtig, wie wir an den Sagittalschnitten sehen werden, durch die hohe Schicht von cylindrischen Zellen, die hier das Ectoderm zusammensetzen. Nach

vorne hin folgt dann die Kopffalte. Das Mesoderm ist schon eine Strecke weit vom Urmund aus nach hinten, seitlich und nach vorne gebildet; nach hinten hin verliert es sich allmählich und läuft in einzelne netzförmig mit einander verbundene Stränge aus. Die Färbung der Mesodermkerne ist eine viel hellere, als die der gleich zu beschreibenden Zellstränge des Entoderms.

Letztere zeigen, mit schwacher Vergrösserung betrachtet (Fig. 1), eine ausserordentliche Mannigfaltigkeit in ihrer Form, ihrem Verlauf und ihren Verbindungen. Bald sind es einzelne grössere Zelleninseln von runder, ovaler oder unregelmässiger Begrenzung, die, durch dünne Stränge verbunden, ein Netz bilden, dessen Knoten stark aufgetrieben erscheinen. Bald sind es einzelne Inseln, ohne Verbindung mit dem übrigen Gewirr der Stränge. Oder es ziehen sich dünne Stränge auf grosse Entfernungen hin und zeigen bloss hier und da Verdickungen. Sehr häufig sind in diesen Verdickungen, den Knotenpunkten der Stränge, hellere durchsichtige Partien vorhanden, die rund, oval, länglich oder endlich auch ganz unregelmässig gestaltet sein können. Im Ganzen überwiegt der netzförmige Typus der Zellstränge. Was ihre Vertheilung in der Keimscheibe angeht, so bin ich nicht im Stande, etwas Bestimmtes als Norm anzugeben. Bei drei mit Zeiss'schem Spiegel abgezeichneten Keimscheiben schienen die Netze vorne dichter zu sein, als in der Gegend hinter dem Urmunde, doch ist dieser Unterschied nicht so gross, dass ich ihn betonen und so eine Regel hinstellen möchte. Die Stränge sind unmittelbar hinter dem Urmunde auf dem Flächenpräparat nicht vorhanden, jedoch sehen wir, dass sie bis dicht an den Kopfwulst herangehen und auf Schnitten werden wir erkennen, dass sie auch unter dem Urmund liegen und bloss wegen der grösseren Dicke der Zellschichten auf dem Flächenpräparat nicht zu sehen sind. Letzteres ist also für die Ausbreitung der Stränge nicht ganz maasgebend.

Bei stärkerer Vergrösserung (Hartnack 7, Fig. 2) treten die Unregelmässigkeiten in Form und Grösse der Zellstränge noch deutlicher hervor. Letztere bestehen aus rundlichen Zellen mit stark tingirtem Kern und Kernkörperchen (Alauncochenillefärbung); der Kern sticht durch seine dunklere Farbe sehr stark gegen die übrigen Kerne der Keimscheibe ab. An vielen der verdickten

Knotenpunkte der Netze sehen wir jene helleren Stellen, die unschwer als Höhlenbildungen zu deuten sind. Die Stränge zeigen durchaus scharfe Grenzen; sie gehen nicht in das umgebende Gewebe über.

Bei Besprechung der Schnittserien werde ich Einiges wiederholen, das schon Kupffer beobachtet hat. Doch lässt sich dies nicht vermeiden, wenn wir ein Gesammtbild unseres Gegenstandes gewinnen wollen. Ich habe Sagittal- und Querschnittserien angefertigt, beschränke mich aber in der Beschreibung auf die ersteren.

Aus der Combination der vier mittleren Schnitte der Sagittalserie ist die Fig. 3 hervorgegangen. Das Ectoderm wird von der vorderen Urmundlippe aus nach vorne hin allmählich niedriger und geht in eine einfache Schicht platter Zellen über, welche sich enge an die Entodermzellen anlegen. Hinter dem Urmund erfolgt dieser Uebergang in kleinerem Abstand von der Urmundlippe. Das Mesoderm ist vom hinteren wie vom vorderen Urmundrande eine Strecke weit gewuchert. Vorne endet es ziemlich scharf am vorderen Ende des Urdarms, wo es sich enge an das Entoderm anlegt. An dieser Stelle finden sich auf unserer Zeichnung zwei Lumina, von denen nicht festzustellen ist, ob sie von Mesoderm- oder von Entodermzellen begrenzt sind. Was nun das Entoderm angeht, so bildet es den Boden des Urdarms, der also bei Schlangen jedenfalls nicht offen ist, wie es von Lacerta und von Emys behauptet wird, und ist nach vorne hin auf eine kurze Strecke mit dem Mesoderm verwachsen. Noch weiter nach vorne hin ist es durch einen weiten Hohlraum vom Ectoderm getrennt; ein Kunstproduct, das sich bei allen von mir untersuchten Keimscheiben wiederfand und das sich vielleicht auf eine Quellung des in den Entodermzellen enthaltenen Dotters zurückführen lässt. Das Entoderm besteht aus 1—2 Schichten von Zellen, die etwas grösser sind als die Zellen des Mesoderms oder des Ectoderms; auch färben sich die Kerne dunkler, die Kernkörperchen treten sehr deutlich hervor. Hie und da finden sich unter den Entodermzellen auch grössere Elemente, die einen weniger deutlichen Kern, dagegen grössere Mengen von dunkel gefärbtem Dotter enthalten. Auf diese Zellen, die sich übrigens auch bei Lacerta agilis und bei Anguis fragilis finden, werde ich später noch zu sprechen kommen. Die Dicke der Entodermschicht ist sehr ver-

schieden. Hie und da liegen die Zellen in einfacher Schicht, doch ist dies seltener der Fall. Meist ist die Entodermschicht doppelt, oft finden sich auch Verdickungen, Auftreibungen des Entoderms, die hohl sein können, oder auch einzelne Zellen oder Zellengruppen als Vorsprünge der Wandung erkennen lassen. Neben diesen einfachen Verdickungen und Höhlenbildungen des Entoderms haben wir noch richtige Wucherungen zu beschreiben, die sich gegen den Dotter hin erstrecken, oder in selteneren Fällen gegen das Ectoderm. Die letzteren sind immer solide, die ersteren können solide sein, oder hohl, oder endlich mit Zellen halb angefüllt. Diese Fortsätze, Wucherungen, Stränge, Hohlschläuche, oder wie man sie sonst noch nennen will, verlaufen keineswegs immer gerade. Sie biegen oft um, so dass man erst auf einer Schnittserie ihren Zusammenhang mit den Zellen des Entoderms erkennt. Auf Fig. 2 sind infolge dessen viele dieser Fortsätze als Inseln, ausser Zusammenhang mit dem Entoderm, dargestellt. Von den meisten lässt sich jedoch der Zusammenhang nachweisen, von einigen freilich nicht, die tiefer gegen den Dotter hin liegen und die bereits eine im Weiteren zu schildernde Differenz in ihrem Character, gegenüber den Zellen des Entoderms angenommen haben.

Die feineren Verhältnisse des Entoderms und seiner Fortsätze werden durch Fig. 4—8, gezeichnet mit Zeiss E. Ocul. 2, veranschaulicht. Fig. 4 stellt das Entoderm, Fig. 5 die Spitze einer vom Entoderm aus gegen den Dotter vorspringenden Wucherung dar; Fig. 6 eine vom Entoderm vollkommen abgetrennte Zelleninsel, die tiefer gegen den Dotter hin liegt und die den Zusammenhang mit dem Entoderm aufgegeben hat. Fig. 7 ist eine theilweise Aushöhlung des Entoderms, Fig. 8 eine Wucherung mit Aushöhlung.

Gehen wir zunächst von Fig. 4 aus, so haben wir das Entoderm in 2—3facher Lage, bestehend aus undeutlich abgegrenzten, cubischen, auch hier und da mehr platten Zellen. Ihre Kerne sind mit Alauncochenille dunkel gefärbt, die Kernkörperchen deutlich.

Der vom Entoderm ausgehende Fortsatz zeigt wesentlich das gleiche Verhalten. Die Kerne stehen etwas dichter beisammen, vielleicht ist dies auf Rechnung der Zellenwucherung zu setzen. In Bezug auf Färbung, Grösse und Kernkörperchen

unterscheiden sie sich nicht von den Zellkernen des Entoderms selbst.

Anders steht es mit der in die Tiefe gegen den Dotter hin gewucherten Zelleninsel (Fig. 6); die Zellgrenzen sind deutlicher, als bei den Fig. 4 und 5 zu Grunde liegenden Stellen, die Grenzen der Insel sind unregelmässig; die einzelnen Zellen treten in dieser Begrenzung deutlicher hervor. Die Zellen sind grösser als diejenigen des Hypoblasts, oder der aus dem Hypoblast hervorgehenden Fortsätze, auch die Kerne sind grösser. Die Zellen sind mit Dotterelementen angefüllt. Ein Lumen wird in diesen Inseln seltener bemerkt, als in den anderen, welche dem Entoderm näher liegen.

Auf Fig. 7 haben wir im Entoderm eine Höhlenbildung, die vollkommen der Höhlenbildung in den Blutinseln entspricht. Links springt eine Zellenmasse in die Höhlung vor, rechts ist ein länglich ovales Lumen im Entoderm zu erkennen. Diejenigen Zellen, welche links gegenüber dem Vorsprung liegen, sind abgeplattet und scheinen im Begriff zu sein, einen mehr endothelialen Character anzunehmen.

Fig. 8 endlich stellt eine Höhlenbildung in einer mit dem Entoderm noch in Verbindung stehenden, gegen den Dotter ausgewachsenen Zellenwucherung dar. Ob die an zwei Stellen in das Lumen vorspringenden Zellen noch Reste einer ursprünglich soliden Anlage der Zellstränge sind, oder ob sie den Anfang einer Wucherung der Wandung darstellen, muss ich unentschieden lassen. Gewisse bei Lacerta agilis noch zu beschreibende Befunde machen mich geneigt das letztere anzunehmen.

Leider besitze ich keine Stadien von Schlangenembryonen, die zwischen der Gastrula und einem Stadium mit deutlicher Blutbildung im Mesoderm in der Mitte liegen. Infolge dessen ist es mir jetzt nicht möglich, die Zellstränge im Verlauf ihrer Umbildung zu verfolgen und ihre Natur und Bedeutung über allen Zweifel zu erheben. Doch finde ich es angebracht, noch einige Bemerkungen über das Entoderm bei einem Embryo von $1^1/_4$ mm Länge (5 Urwirbel) hinzuzufügen, bei welchem noch Andeutungen derartiger Gebilde vorhanden sind.

Der Embryo zeigte ein noch offenes Medullarohr, welches vorne zur primitiven Gehirnanlage erweitert war. Hinten ging das Medullarohr in einen „Knopf“ von verdicktem Gewebe über,

dessen Durchschnitt die 3 Keimblätter vereinigt zeigt. Blutinseln sind in einiger Entfernung vom Embryo, besonders in der hinteren Partie der Keimscheibe ziemlich häufig zu sehen. Sie bestehen aus den gleichen dunkeln Zellen, welche die Entodermstränge des Gastrulastadiums zusammensetzen. Die Form der Blutinseln ist jedoch eine etwas andere, als die der „Stränge“. Während letztere ein Netz bilden, dessen Knotenpunkte durch Verdickungen gebildet werden, sind die Verbindungen der einzelnen Blutinseln viel weniger zahlreich und ausgeprägt. Ferner ist auch die Vertheilung der Blutinseln eine andere. Die „Stränge“ finden sich in der ganzen Ausdehnung der Keimscheibe, sowohl unter der Gastrula als auch in der Peripherie, die Blutinseln treten blos in der Peripherie auf. Ein Punkt, der ausserdem noch Berücksichtigung verdient, ist die Höhlenbildung in den Strängen. Eine solche wird an den Blutinseln im vorliegenden Stadium vermisst; nirgends zeigt sich auch nur ein Anfang dazu. Lücken im Mesoderm gibt es freilich, auch Lücken, die man leicht für ausgehöhlte Blutinseln halten könnte. Allein sie sind blos dadurch bedingt, dass zwischen den Blättern des Mesoderms, besonders gegen die Medianlinie hin, verbindende Zellbrücken auftreten, die den Endothelschläuchen der später ausgehöhlten Blutinseln zum Verwechseln ähnlich sehen. Nirgends jedoch finden sich in solchen Höhlen freie Blutkörperchen oder Blutzellen, die der Wandung anliegen.

Das Entoderm zeigt auch hier eine auffallende Unregelmässigkeit in seiner Dicke, sowie in der Grösse und Form seiner Zellen. Im Ganzen gilt das für das Gastrulastadium Gesagte auch hier. Die Zellen sind etwas grösser als in der Gastrula und enthalten mehr Dotterelemente, sie sind bald cubisch oder cylindrisch, bald mehr glatt. Die gegen den Dotter hin liegenden Wucherungen des Entoderms sind auch hier vorhanden, doch an Zahl und Ausdehnung beschränkt, aber auch bald hohl, bald solide. Sie finden sich besonders in den peripheren Partien der Keimscheibe. Auffallend rasch ändert sich der Character der Zellen, je weiter sie vom Entoderm ab in den Dotter einrücken. Kerne und Zellen sind grösser; die Zellen sind dotterreicher, die Kerne färben sich mit Alauncochenille weniger deutlich. Höhlenbildungen finden sich im Entoderm, nirgends erreichen sie jedoch die Grösse, wie sie von der Gastrula durch Fig. 7 und 8 darge-

stellt sind. Nach dem Mesoderm zu kommen ebenfalls Wucherungen des Entoderms vor, über die ich noch ein Paar Worte sagen möchte. Die Zellkerne in einzelnen dieser Wucherungen besitzen vollkommen die gleiche Structur wie die Kerne der Blutinseln. Zellgrenzen sind überhaupt nicht zu erkennen. Einige Zellwucherungen besitzen eine beträchtliche Grösse. So lässt sich eine solche auf 10—12 Schnitten (zu 10 μ) verfolgen. Die Wucherung ist zerklüftet, und besteht aus Zellen, deren Kerne, je weiter sie vom Entoderm abliegen, desto mehr den Typus der Blutzellenkerne annehmen. Gegenüber dieser Wucherung liegt ein dem Mesoderm angelagerter Zellhaufen, den man sogleich als Blutinsel erkennt. Zwischen den Zellkernen dieser Blutinsel und den Zellkernen der Wucherung kann ich keinen Unterschied auffinden. Solcher Stellen finde ich 3—4 in einer Schnittserie; ich bin weit davon entfernt, mich ihrer als einer Grundlage zu einer Theorie der Blutbildung zu bedienen, denn sie besitzen blos dann einen Werth, wenn man sie mit den oben beschriebenen Entodermverhältnissen bei der Gastrula in Verbindung bringt. Nirgends fand ich einen directen Zusammenhang der Blutinseln mit dem Entoderm. Oft sind jedoch die mit dem Mesoderm in Zusammenhang stehenden Blutinseln in Vertiefungen des Entoderms eingelassen; niemals liegen Blutinseln in dieser Weise dem Ectoderm an.

b. Lacerta agilis.

Ich schliesse die Beschreibung der fraglichen Vorgänge bei der Ringelnatter. Es ist mir nicht gelungen, an späteren Stadien etwas Weiteres über das Schicksal der Entodermwucherungen zu finden, oder etwa den Vorgang der Blutbildung anders zu sehen, als wie er schon längst vom Huhn beschrieben ist. Im Folgenden gehe ich noch auf einige Schnittserien durch Keimscheiben von Lacerta agilis ein, bei denen die Entodermstränge zwar nicht in der typischen Weise wie bei der Ringelnatter, aber doch ganz deutlich zu erkennen sind. Weder bei Lacerta agilis noch bei Anguis fragilis oder Emys europaea zeigen die Flächenpräparate der Gastrula Bilder, wie sie in Fig. 1 von der Ringelnatter dargestellt sind. Es beruht dies darauf, dass die Stränge eben nicht in der Mächtigkeit auftreten wie bei Tropidonotus, und dass die Wucherungen keineswegs so weit gegen den Dotter vorspringen.

Bei einer frühen Gastrula von Lacerta agilis hat sich die Sonderung des Entoderms in eine gleichartige Schicht noch nicht vollzogen. Die Entodermzellen sind überhaupt die letzten, welche in eine solche Sonderung eintreten; sie behalten am längsten den Typus jener frühembryonalen Zellen, welche in einer undifferenzirten Keimscheibe die ganze Embryonalanlage zusammensetzen. Die Entodermzellen sind ungemein dotterreich, infolgedessen färben sie sich mit Alauncochenille viel dunkler als die Zellen des Ectoderms oder des Mesoderms. Sie besitzen auch die 2—3fache Grösse der letztgenannten Zellen, variiren aber nebenbei gesagt ausserordentlich in Form und Grösse. Sie stellen keine einfache Schicht dar, meist sind sie in zwei bis drei Schichten angeordnet, welche eine grössere Mächtigkeit dadurch erlangen können, dass abgelöste Zellenballen in die Furchungshöhle vorspringen. Solche Zellenballen bestehen aus 3—6 Zellen; sie finden sich oft auch noch in Zusammenhang mit dem Entoderm. Blos an dem Boden der Gastralhöhle findet sich eine Entodermschicht, welche, den späteren Verhältnissen entsprechend, aus einer einfachen Schicht von platten oder cubischen Zellen zusammengesetzt ist. Doch finden sich auch noch zwischen diesen Zellen Elemente, welche sich durch Grösse und Dotterreichthum auszeichnen. Je weiter wir gegen den Rand der Keimscheibe gehen, desto aufgelöster erscheint das Entoderm und desto mehr nehmen seine Zellen einen frühembryonalen Character an. Am Keimwall hängen viele Zellen mit dem ungefurchten Dotter zusammen. Merocyten finden sich ziemlich häufig am Boden der Furchungshöhle, sowie in dem unter dem Keimwall liegenden Dotter. Das Mesoderm ist vielfach vom Entoderm nicht zu trennen, besonders an seinem Auswachsungsrande. Nicht selten sind Höhlen im Entoderm, die im Vergleich zu den sie begrenzenden Zellen klein genannt werden müssen.

An einer weiter entwickelten Gastrula ist das Entoderm höher differenzirt. Der Vorgang schreitet von der Mitte der Keimscheibe, oder richtiger gesagt von der Stelle unter dem Urmunde gegen die Peripherie hin fort. In diesem centralen Theile der Keimscheibe finden sich die Entodermzellen in einfacher oder doppelter Schicht angeordnet und zwar sind es platte oder cubische Zellen, zwischen denen hie und da die erwähnten grossen, dotterreichen Zellen vorkommen. Weiter gegen die Peripherie

hin werden die Zellen höher, enthalten viel Dotter und besitzen die Structur des Entoderms des area vasculosa beim Hühnchen. Von dem Entoderm gehen nun Bildungen zweierlei Art aus, welche in der oben beschriebenen frühen Gastrula noch nicht zu erkennen waren. Erstens finden sich Verdickungen des Entoderms, sowie Wucherungen desselben gegen den Dotter hin. Diese Wucherungen sind nicht so häufig und nicht so lang wie die Zellstränge bei der Ringelnatter; wo sie mit dem Entoderm zusammenhängen, sitzen sie ihm mit viel breiterer Basis auf. Die Zellen, aus welchen die Wucherungen bestehen, besitzen durchweg den geschilderten frühembryonalen Character, enthalten viel Dotter und sind bedeutend grösser als die übrigen Entodermzellen. In den Verdickungen des Entoderms finden sich hie und da kleine Höhlenbildungen. Zweitens haben wir noch merkwürdige Ausbuchtungen des Entoderms gegen den Dotter hin, die eine ansehnliche Grösse erreichen können. Die Wandungen dieser Ausbuchtungen sind vielfach verdickt; ihre Zellen unterscheiden sich nicht wesentlich von den Zellen des übrigen Entoderm. Hie und da hat sich eine derartige Erweiterung des Entoderms geschlossen und hängt nur noch durch einen dünnen Strang mit seinem Mutterboden zusammen. Diese Bildungen unterscheiden sich durch ihre Grösse von den Blasen bei der Ringelnatter, sie besitzen die 8—10fache Grösse der letzteren. Die Thatsache, dass sowohl einfache Ausbuchtungen vorkommen, als auch Blasen, die durch einen Zellstrang mit dem Entoderm zusammenhängen, lässt mich vermuthen, dass die Blasen aus den Ausbuchtungen entstehen, indem letztere sich abschnüren. Infolgedessen hätte man sich zu denken, dass die Höhle eine primäre ist und nicht etwa durch Einschmelzung eines ursprünglich soliden Stranges entsteht.

Der letzte Embryo, bei welchem ich die besprochenen Entodermverhältnisse vorfand, besass 3 Urwirbel. Das Entoderm zeigt im Wesentlichen das schon geschilderte Verhalten. Die Entodermwucherungen gegen den Dotter hin finden sich überhaupt nicht mehr im Centrum der Keimscheibe, sondern blos am Rand gegen den sog. „Keimwall" hin. Sie sind weder zahlreich noch hoch; ihre Kerne sind grösser als diejenigen der Keimwallzellen. Letztere bilden eine mächtige Schicht, in welcher die Zellgrenzen undeutlich sind, während die Kerne, kleiner als die

Kerne des übrigen Entoderms, dicht bei einander stehen und sich ziemlich stark mit Alauncochenille färben. Sie stimmen in dieser Hinsicht mit den Zellen der Blutinseln überein. Im ganzen Entoderm finden sich zahlreiche Kerntheilungsfiguren.

Die Blutinseln haben in dem hinteren Theil der Keimscheibe eine bedeutende Ausdehnung gewonnen. Sie sind noch solide, denn die Hohlräume, welche sich zwischen den Mesodermblättern finden, möchte ich nicht ohne Weiteres für Gefässanlagen halten. Die Blutinseln liegen immer gegen das Entoderm hin, niemals fand ich eine Blutinsel, welche dem Ectoderm angelagert wäre. Sehr interessant ist das Verhältniss der Blutinseln zum Entoderm. Neben Blutinseln, die zweifellos im Mesoderm liegen, finden sich andere, bei denen ich keine Abgrenzung vom Entoderm constatiren konnte und endlich noch andere, welche an die Stelle der Entodermzellen getreten zu sein scheinen. An 2—3 Stellen fand ich auch bei solchen Blutinseln Theilungen der Entodermzellen, bei denen die Längsachse der Spindel senkrecht auf die Blutinsel gerichtet war. Bei der Kürze dieser Mittheilung verzichte ich darauf, Abbildungen dieser Zustände zu geben.

Anguis fragilis verhielt sich in allen Punkten genau ebenso wie Lacerta, so dass ich es für überflüssig halte, die Schnittserien zu besprechen.

Wenn ich es zum Schluss noch versuche, die Bedeutung der geschilderten Zustände zu würdigen, so geschieht dies mit der grössten Vorsicht. Es handelt sich um Bilder, die man von vornherein, wie es schon Kupffer gethan hat, mit der Blutbildung in Zusammenhang zu bringen geneigt ist. Niemand kann ein solches Flächenpräparat, wie es Fig. 1 darstellt, betrachten, ohne diesen Eindruck zu erhalten, der durch die Bilder der Sagittalschnittserien, durch die Höhlen im Entoderm u. s. w. bestärkt wird. Ich bedaure, dass mein Material nicht ausgedehnt genug war, um über das Schicksal dieser Bildungen ins Klare zu kommen; ich kann nur hoffen, dass ich im kommenden Sommer die bestehenden Lücken werde ergänzen können. Zu einem bestimmten Ergebniss über die hochwichtige Frage der Blutbildung kann ich aus den vorliegenden Beobachtungen nicht gelangen; so viel scheint mir aber daraus hervorzugehen, dass ein Studium der Blutbildung bei Reptilien wohl eher geeignet ist weitgehende Aufschlüsse zu liefern, als eine noch so sorgfältige

Untersuchung der weit weniger primitiven Entwicklung der Vögel. Sollte man zur Ansicht gelangen, dass die fraglichen Bildungen bei Tropidonotus und bei Lacerta in Beziehung zur Blutbildung stehen, so hat man jedenfalls anzunehmen, dass die Anlage der Gefässe, welche aus dem Entoderm herstammen würde, in eine sehr frühe Entwicklungszeit zurückgehen müsse, und dass diejenigen Zellen, welche die Blutinseln erzeugen, schon frühzeitig aus dem Entoderm in das Mesoderm hineingelangen. Man müsste ferner annehmen, dass die Ablösung dieser Zellen in einer ganz bestimmten, rasch vorübergehenden Entwicklungsepoche stattfände, und dass sich nur ausnahmsweise später noch blutbildende Zellen vom Entoderm ablösen. Ich halte es für wahrscheinlich, dass Blutinseln direct aus dem Entoderm entstehen können, wie ich es auch für wahrscheinlich halte, dass die Blutgefässe aus dem Entoderm stammen; ein endgültiger Abschluss der Frage ist aber erst durch die Bearbeitung eines grösseren Materials zu gewinnen. Dass die Zellstränge in irgend einer Beziehung zu den sog. Dotterkernen stehen und in der Weise wie Kupffer meint aus den Dotterkernen hervorgehen, halte ich für ausgeschlossen.

Berlin, 20. August 1890.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIV.

Fig. 1. Flächenansicht einer Gastrula von Tropidonotus natrix. Gez. mit Hartn. Obj. 2, Oc. 3.
Fig. 2. Zellstränge im Entoderm von Tropidonotus natrix im Gastrulastadium. Gez. mit Hartn. Obj. 4, Oc. 3.
Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Gastrula von Tropidonotus natrix. Aus 4 Schnitten combinirt. Gez. mit Hartn. Obj. 4, Oc. 3.
Fig. 4. Entoderm im Gastrulastadium von Tropidonotus natrix.
Fig. 5. Zellstrang vom Entoderm ausgehend.
Fig. 6. Zellstrang in der Tiefe, von Dotter umgeben.
Fig. 7. Entoderm mit Höhlenbildung.
Fig. 8. Blasige Form der Entodermwucherung gegen den Dotter hin.
Fig. 4—8 gez. mit Zeiss E. Oc. 2.

Alle Figuren sind mit Zeiss'schem Spiegel gezeichnet und beziehen sich auf Tropidonotus natrix.

(Laboratoire de Pathologie générale de Bologne.)

De la régénération des poils après l'épilation

par le

Docteur Sébastien Giovannini,
Professeur de Dermatologie et de Syphilographie à l'Université de Turin.

Avec les Planches XXV, XXVI, XXVII et XXVIII.

Après avoir traité, dans un précédent travail, des altérations qui ont lieu dans les follicules après l'épilation [1]), je me propose, d'exposer, dans celui-ci, les résultats d'une série de recherches microscopiques, entreprises dans le but d'étudier le mode dont le poil humain se régénère, après qu'il a été arraché. Ces recherches ne sont évidemment que la continuation de celles qui forment la matière de la publication indiquée ci-dessus.

Les résultats de la présente étude ont déjà été publiés en partie [2]), mais c'est aujourd'hui seulement que nous donnons le travail *in extenso*, avec les planches.

Ces recherches, relatives à la régénération des poils, furent faites sur des lambeaux de cuir chevelu enlevés 41, 48, 53, 58, 64, 68, 72, 80, 92, 102, 120, 123 jours après l'épilation. L'enlèvement de ces lambeaux de peau fut pratiqué sur autant de sujets

---

1) Giovannini. *Sur la kératinisation des poils et les altérations des follicules consécutives à l'épilation.* (*Archives de Biologie,* publiées par E. Van Beneden et E. Van Bambeke, 1891.)

2) Giovannini. *Intorno alle alterazioni dei follicoli nella depilazione ed al modo di generarsi dei peli nuovi,* Bologna, 1888, Regia tip. — **Idem.** *Tavole istologiche rappresentanti le alterazioni dei follicoli nella depilazione ed il modo* etc. Bologna, 1889, Regia tip. — **Idem.** *Delle alterazioni dei follicoli nella depilazione e del modo* etc. (*Giornale della R. Accademia di Medicina* di Torino, 1890, p. 338.)

différents, de la manière et dans les circonstances indiquées au commencement du travail cité ci-dessus.

De même, la technique microscopique dont je me suis servi dans ces nouvelles recherches est tout à fait identique à celle qui à été employée dans les recherches précédentes. Je dirai la même chose relativement à la méthode de composition graphique des coupes longitudinales que l'on observe dans les planches qui font partie de la présente publication. Par conséquent, le lecteur désireux de détails à cet égard, pourra les trouver dans le mémoire susdit. Il est indispensable de connaître ce qui a été dit, dans ce mémoire, relativement à la kératinisation du poil et de sa gaine radiculaire interne et à sa corticalisation, pour comprendre la signification de quelques dénominations nouvelles employées dans le cours du présent travail.

Quant à ce qui concerne la littérature touchant cette question, je rappellerai que des recherches analogues à celles dont il s'agit ici, furent tentées, autrefois, sur des animaux, par différents expérimentateurs.

Le premier parmi eux fut Heusinger[1]; ayant pris le chien pour sujet de ses observations, il arrachait, à cet animal, le poil des moustaches, et il le tuait ensuite pour examiner, dans les follicules correspondant aux poils arrachés, le mode de régénération des poils nouveaux. A ce propos, il écrit ce qui suit:

„Cinq jours après l'avulsion, j'ai déjà trouvé, dans la bourse, un poil long de deux millimètres, dont le bulbe reposait immédiatement sur le fond de cette bourse.

„Il s'écoule un temps assez long avant que le poil traverse l'ouverture de la bourse et se montre à la surface du corps; mais, une fois qu'il est sorti, son accroissement marche avec rapidité, et, en trois semaines, il a acquis les dimensions qu'il doit conserver."

Plus tard, Vaillant étudia la régénération des poils après la dépilation pratiquée sur le cochon d'Inde, et voici comment il s'exprime relativement à l'époque où se présente le poil nouveau:

„L'apparition du poil a eu lieu de 8 à 20 jours après l'arrachement: ce sont des limites extrêmes; d'après nos expériences,

---

1) Heusinger. *Sur la régénération des poils.* (*Journal complémentaire du dictionnaire des sciences médicales.* T. XIV, 1822, p. 339.)

la première est rare, et, le plus ordinairement, le poil apparaît du quatorzième au seizième jour. Plus l'apparition du poil est retardée, plus sa longueur est grande au moment où il perce les téguments. Nous avons vu, en effet, qu'en enlevant le poil immédiatement après son apparition, l'un, au seizième jour depuis l'arrachement, avait 9 mm; un autre, au huitième jour, n'avait que 4 mm" [1]).

Entrant ensuite dans de plus amples détails relativement à l'accroissement des poils nouveaux:

„Entre le troisième et le quatrième jour, écrit cet auteur [2]), nous avons trouvé un poil de 1 mm, environ, entouré, sauf à la pointe, par la gaine vaginale interne. Ce poil était pourvu d'un bouton et d'une pointe lancéolée, et non subulée; le diamètre de la base était de 0 mm,066, celui de sa tige de 0 mm,043. La gaine vaginale interne mesurait 0 mm,114 de diamêtre externe.

„Au septième jour, le poil a déjà une grande longueur; il mesurait, dans un cas, 6 mm; aussi était-il obligé de se replier sur lui-même dans l'intérieur du follicule, dont la longueur n'était que de 4 mm, prise en dehors des membranes. Ce poil était subulé, mesurant 0 mm,047 à la base, et 0 mm,015 vers la pointe. La tunique vaginale interne, mesurée aux deux contours extérieurs, avait 0 mm,100. Il semble, dans une certaine mesure, que ces parties, en gagnant en longueur, perdent en largeur. Ce reploiement du poil fait comprendre l'accroissement énorme qu'il paraît prendre aussitôt qu'il se montre à l'extérieur, comme nous l'avons remarqué dans l'observation citée plus haut."

Enfin Stroganow [3]) étudia aussi la régénération des poils sur la peau du dos du chien et laissa également quelques indications sur ce sujet. Après avoir parlé des jeunes cellules pigmentaires qui se produisent à l'intérieur du follicule, après l'épilation, cet auteur continue ainsi: „Das Haar bildet sich aus denselben sehr langsam. Am 66. Tage nach der Operation habe ich noch keine dem Haare eigene Anordnung dieser Zellen gesehen. Wenn aber das Haar oberhalb des Bulbus abgebrochen wird, so bildet sich

1) Vaillant. *Essai sur le système pileux dans l'espèce humaine.* Thèse de doctorat, Paris, 1861, p. 71.

2) Vaillant, l. c. p. 73.

3) Stroganow. Ueber die Regeneration der Haare. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften, 1889, p. 516.

das neue Haar gewöhnlich ziemlich rasch und um so schneller, je höher dasselbe abgebrochen war, durch einfache Verlängerung des Bulbus. Eine Bildung einer neuen Papille habe ich weder im alten Sacke, noch in der Umgebung gesehen. Aus meinen bisherigen Beobachtungen geht hervor, dass die Regeneration der Haare, im Falle der Bulbus entfernt wurde, sehr langsam geschieht."

De tout cela, il résulte clairement que les recherches sus-exposées, pratiquées sur des animaux, dans le but d'étudier la régénération des poils, même considérées relativement à l'époque où elles furent faites, ne donnèrent que bien peu de résultats. En effet, outre que ces résultats sont contradictoires relativement au temps où la reproduction du poil a lieu, ils ne fournissent aucune donnée particulière concernant le mode de formation de celui-ci.

Quant à la régénération des poils, chez l'homme, après qu'ils ont été arrachés, je n'ai trouvé que Waldeyer [1]) qui en fasse mention. Selon cet auteur, la dite régénération se produirait par les cellules de la gaine radiculaire externe, qui restent à l'intérieur du follicule: „Diese Regeneration, écrit-il, erfolgt bei gesundem Mutterboden des Haares (i. e. gesunder Haut), bei intaktem Haarbalge und intakter Papille, bei gesunder äusserer Wurzelscheide, welches letztere die Hauptsache ist, mit grosser Sicherheit beliebig oft hintereinander."

Mais ces dernières indications elles-mêmes sont tout à fait insuffisantes, car elles ne fournissent aucune donnée relativement au mode avec lequel le poil nouveau se développe, à la forme qu'il prend, à sa structure, etc. etc.

On pouvait supposer, il est vrai, que le développement du poil, après l'épilation, a lieu d'une manière identique au développement du poil dans l'embryon, et que les connaissances que l'on possède déjà sur ce dernier, rendaient superflues de nouvelles recherches; mais, outre que cette identité n'est pas encore démontrée, et que les connaissances susdites apparaissaient, à plusieurs points de vue, encore assez imparfaites, une circonstance aurait suffi pour me déterminer à entreprendre l'étude de la

1) Waldeyer und Grimm. *Atlas der menschlichen und thierischen Haare.* Lahr, 1844, p. 29.

régénération du poil après l'épilation, et c'est que, dans ce cas, il m'aurait été possible d'utiliser la démonstration de la karyokinèse, tandis que, dans le cas de l'embryon, cela n'aurait peut-être pas été practicable. Cela dit, j'aborde mon sujet.

Le cheveu destiné à remplacer celui qui a été arraché se régénère par le moyen des cellules épithéliales restées à l'intérieur du follicule. *Les premiers indices de la régénération commencent à s'observer 41 jours seulement après l'épilation.* Après ce temps, comme je l'ai démontré ailleurs, on ne distingue plus, à l'intérieur du follicule, déjà aux derniers degrés d'atrophie, les éléments qui appartenaient au poil, de ceux qui appartenaient aux gaines radiculaires, mais on observe seulement des cellules épithéliales d'aspect uniforme.

En examinant la peau, enlevée sur un sujet 41 jours après l'épilation, les follicules où la régénération est plus ou moins avancée sont plus nombreaux que ceux qui n'en présentent encore aucun indice; dans la peau enlevée, sur un autre sujet, 48 jours après l'épilation, on compte, au contraire, environ un tiers seulement de follicules de la première espèce et deux de la seconde. Un fait analogue se vérifie relativement à deux autres individus différents, sur l'un desquels j'ai enlevé un lambeau de peau 53 jours après l'épilation, et, sur l'autre, après 64 jours; chez le premier de ces deux sujets, il existait un nombre de follicules, avec indices de régénération du poil, un peu plus grand que dans le second. D'où il résulte évidemment que la régénération des poils *ne procède pas avec la même activité chez tous les sujets.*

Mais, comme on le verra, d'après ce que je vais exposer, *la régénération, chez un même sujet, ne procède pas également dans tous les follicules;* de sorte que, à l'intérieur de ceux-ci, auprès de poils qui sont encore dans les premières phases de développement, on en voit d'autres déjà notablement développés.

Pour plus de clarté et de simplicité dans la description, je diviserai les faits qui se rapportent au mode de régénération du cheveu en six périodes.

I

Période prégerminale [1]).

Le premier indice de la régénération du poil à l'intérieur du follicule atrophié est fourni, d'une manière certaine, par un plus grand nombre de cellules épithéliales en karyokinèse. Cette augmentation numérique des mitoses a lieu, d'abord, dans la partie du follicule qui, *d'un peu au-dessus de l'ancienne papille, s'étend en haut jusqu'à la portion qui est la plus lente à s'atrophier.* Du germe du poil, nulle trace encore. Comme il m'a été donné d'observer cette augmentation des mitoses, dans la partie indiquée, sur plusieurs follicules, il m'a semblé qu'on devait la considérer comme une période spéciale de la régénération du poil, et qu'on pouvait la désigner sous le nom de **période prégerminale.**

Les mitoses qui se trouvent dans la partie indiquée du follicule en atrophie, varient de 4 à 8. Dans un seul follicule, à l'intérieur duquel on observe encore de gros amas de pigment et des fragments de substance kératinisée de la gaine radiculaire interne, le nombre des mitoses arrive jusqu'à 20 (fig. 17). Relativement au siège, les mitoses *se montrent plus souvent dans la moitié supérieure de la partie indiquée* que dans la moitié inférieure, plus fréquemment dans le voisinage de la paroi folliculaire que vers le centre. Assez souvent, ces mitoses se trouvent voisines les unes des autres. Quelquefois l'on peut en compter jusqu'à trois dans la même coupe (fig. 13).

Dans cette même partie du follicule les cellules épithéliales se montrent *plus claires, avec un contour régulier et distinct, avec des noyaux plus apparents,* en un mot, avec les caractères d'après lesquels, dans cette phase de régénération et dans les phases successives, se distinguent les cellules épithéliales de néoformation. Outre cela, celles, d'entre ces cellules, qui se trouvent en contact immédiat avec la paroi folliculaire, tendent à prendre — ou ont déjà pris — la *forme cylindrique, et à se disposer perpendiculairement* à la dite paroi.

1) Les figures citées comme démonstration de quelques faits relatifs à cette période de la régénération, se rapportent toutes à la planche III de mon travail intitulé: „*Sur la kératinisation des poils* etc." cité au commencement du présent mémoire.

Il est à remarquer que, dès le commencement de cette simple prolifération cellulaire, l'on aperçoit déjà, à l'intérieur du follicule, des cellules migratrices pigmentaires, bien qu'en très petit nombre et séparées les unes des autres. Celles-ci, par leur forme ronde ou ovale, par la régularité de leur contour, par la coloration uniforme de leur noyau et de leur protoplasma, se distinguent assez facilement des amas de granulations pigmentaires appartenant au poil arraché, avec lesquels elles pourraient parfois se confondre.

Quant au follicule, dans cette période, il se présente modifié seulement dans sa portion qui est en rapport avec les cellules épithéliales de nouvelle formation ci-dessus mentionnées. Il s'agit ici du développement de cellules connectives, disposées circulairement tout autour de la paroi folliculaire, lesquelles se présentent allongées, spécialement vers la limite interne de cette paroi, où elles se montrent pressées les unes contre les autres. Tandis que cela se produit, l'ancienne couche anhiste épaissie de la paroi folliculaire est encore visible en totalité (fig. 12) ou en partie seulement (fig. 15). Dans cette période, en un follicule seulement, je pus observer, dans les cellules connectives précitées, 2 noyaux en karyokinèse.

Les cellules connectives que je viens de décrire, indiquent évidemment un premier signe de la formation, dans le follicule atrophié, d'une **nouvelle couche conjonctive circulaire.** A ce propos, il n'est pas inutile de faire remarquer que la circonstance mentionnée de l'existence de cette couche, dans la seule portion de la paroi folliculaire qui renferme des cellules épithéliales ayant l'aspect de celles de nouvelle formation et des noyaux en karyokinèse, est d'un certain intérêt. En effet, cela porte à admettre, comme chose assez probable, que *les cellules épithéliales, en se multipliant, servent de stimulant au développement des cellules connectives qui se trouvent en rapport avec elles.*

C'est seulement dans la peau enlevée 48 et 53 jours après l'épilation qu'on a trouvé des follicules appartenant à cette période de régénération du poil. Une particularité digne de remarque, c'est que les follicules, à cette période de simple prolifération, étaient précisement *ceux qui présentaient d'une manière plus prononcée le rétrécissement atrophique de leur lumière.*

II

Premier rudiment du germe pileux.

(Planche XXV).

Dans la période de régénération du poil, précédemment décrite, on a vu la karyokinèse des cellules épithéliales prévaloir dans la moitié supérieure de la partie du follicule atrophié qui s'étend d'un point situé peu au-dessus de la papille jusqu'à la portion qui est la plus lente à s'atrophier: dans cette seconde période, au contraire, *les cellules en karyokinèse apparaissent plus nombreuses dans la moitié inférieure de cette partie, et surtout dans le voisinage de la papille.*

Dans un premier follicule à cette période de régénération, representé par la fig. 1, on compte 16 mitoses dans la moitié inférieure de la partie dont nous venons de parler. Celles-ci siègent surtout dans le voisinage de la paroi folliculaire. Au fond du follicule, les cellules épithéliales se maintiennent avec les caractères de la vieillesse, c'est-à-dire qu'elles sont encore fortement colorées et qu'elles ont un contour très peu marqué (fig. 3); mais, vers le sommet de la papille, elles commencent à prendre l'aspect des cellules de néoformation, aspect qu'elles conservent bien distinct sur la hauteur de quelques coupes seulement.

Mais ce qu'il importe de noter, à propos de ces cellules épithéliales de nouvelle formation, c'est que, en correspondance de la partie supérieure de la papille, dans une zone intermédiaire entre la paroi du follicule et le contour papillaire, elles apparaissent plus claires que celles qui les environnent, quelque peu aplaties et disposées en couches concentriques dans le sens du contour de la papille (fig. 4). Cette zone de cellules stratifiées se trouve déjà notablement resserrée un peu au-dessus du sommet de la papille (fig. 5), et, un peu plut haut encore, cette même zone disparaît tout à fait. Cela porte évidemment à déduire que, dans cette seconde période, *les cellules de néoformation se disposent en couches sur la surface papillaire.* Ce sont ces cellules stratifiées sur la papille, à l'ensemble desquelles il n'est pas encore possible d'assigner, avec sûreté, un contour, qui caractérisent le **premier rudiment du germe pilaire.**

La fig. 7 représente un autre follicule dans cette période de régénération du poil. Dans le fond de ce follicule, on compte 17 mitoses. Celles-ci se trouvent moins clairement reléguées dans le voisinage de la paroi folliculaire que celles du follicule précédent, quelques-unes d'entre elles se rencontrant à peu de distance de l'axe du follicule. Si on les compare à celles du follicule précédemment décrit, les cellules de néoformation, vues sur les coupes transversales, occupent, dans leur ensemble, une plus grande étendue, et les couches qu'elles forment sur la papille, se montrent plus évidentes et plus régulières. Par conséquent on peut dire que, dans ce second follicule, le développement du premier rudiment du germe pilaire *est un peu plus avancé que dans le follicule précédent.*

Dans ce second follicule, il commence à être évident que, *dans le voisinage du sommet de la papille, les cellules épithéliales de néoformation apparaissent plus petites que les cellules environnantes* (fig. 9—10), et cette particularité se manifeste encore, plus ou moins marquée, dans les stades successifs de développement du poil. En outre, dans ce follicule, parmi les cellules épithéliales de néoformation et, spécialement, là où elles présentent un plus grand nombre de mitoses, on observe, çà et là, de *grosses cellules granuleuses.* Dans tous les degrés successifs de développement du poil, ces cellules granuleuses sont aussi plus ou moins nombreuses, non seulement dans la matrice du poil et de la gaine radiculaire interne, mais encore dans le tissu conjonctif qui environne ces matrices.

Dans cette seconde période, tous les follicules *laissent reconnaître distinctement dans leur fond, l'ancienne papille, comme aussi leur portion atrésique et le pédoncule papillaire correspondant.* A propos de ces parties, il convient de faire observer que le poil, dans ses phases successives de développement, à mesure qu'il croît, *s'enfonce dans la direction de la portion atrésique du follicule* que je viens de mentionner. Cette portion atrésique et le pédoncule papillaire se conservent distincts jusqu' à ce que le poil, ayant déjà atteint une grosseur remarquable, commence à présenter la moelle à son intérieur. Pour s'en persuader, il suffit de donner un coup d'oeil aux coupes longitudinales de jeunes poils, que l'on voit dessinées dans les planches jointes à ce travail.

Cependant, bien que la papille, dans sa plus grande partie, apparaisse encore avec les caractères de la vieillesse (fig. 2, 3), à son sommet, là où les cellules épithéliales de néoformation l'environnent de toute part, elle présente une couche de cellules connectives, qui, se montrant claires et avec un noyau très distinct, doivent être considérés comme de formation nouvelle (fig. 4, 8, 9). Et cela est aussi confirmé par le fait que, dans ces cellules, il est donné d'observer quelques très rares noyaux en mitose (Fig. 9). Evidemment cette couche de tissu conjonctif jeune représente le **premier rudiment de la papille nouvelle.**

Particulièrement digne de remarque est le rapport qui existe entre le développement de ce tissu conjonctif nouveau, sur la surface de l'ancienne papille, et la prolifération epithéliale environnante. Dans quelques follicules, où, autour de la partie libre de l'ancienne papille, les cellules épithéliales de nouvelle formation apparaissent, dans leur ensemble, peu étendues en surface et en profondeur, le dit tissu conjonctif se présente en une couche très mince, à peu près de l'épaisseur d'une section. Dans d'autres follicules, au contraire, où ces cellules épithéliales de néoformation occupent, dans les deux sens indiqués, une extension un peu plus grande, le tissu conjonctif en question se trouve notablement plus développé. Par conséquent, on peut dire, dès ce moment que *le tissu conjonctif destiné à former la papille nouvelle se développe, sur la vieille papille, en proportion de l'accroissement des cellules épithéliales environnantes destinées à former le poil nouveau.* Mais ce fait, que l'on peut considérer comme un corollaire de ce qui a été exposé dans le chapitre précédent, relativement au développement de la couche circulaire du follicule, deviendra encore plus évident dans les phases suivantes de développement du poil.

Là où la prolifération épithéliale, dans le fond du follicule, est plus active, la portion de paroi folliculaire correspondante présente un léger renflement en forme d'ampoule. Celui-ci peut être considéré comme le premier signe de la dilatation du fond du follicule, destinée, dans les phases successives de développement, à renfermer le bulbe pileux: en conséquence, nous la désignerons sous le nom d' **élargissement bulbeux du follicule.** Dans cette portion du follicule, et au-dessus d' elle jusque vers la portion qui est la plus lente à s'atrophier, la couche conjonc-

tive circulaire apparaît bien distincte: cependant, on ne rencontre pas, dans ces cellules, plus d'un noyau en mitose.

Assez souvent, à cette periode, on commence à voir des *cellules migratrices pigmentaires, soit dans la papille, spécialement dans sa partie nouvelle, soit le long de la portion atrésique du follicule* (fig. 1, 7). Souvent aussi, dans ces deux parties on recontre également les dites cellules plus ou moins nombreuses, aux périodes successives de développement du poil.

Des follicules, appartenant à cette seconde période de régénération du poil, ont été observés dans la peau enlevée 41, 53, 58, 64 et 72 jours après l'épilation.

Relativement au rapport de succession des deux périodes de régénération du poil que je viens de décrire, s'il est permis d'admettre que, dans quelques cas, la première précède immédiatement la seconde, cependant, il n'est nullement prouvé que cela arrive constamment. C'est pourquoi je pense que l'on ne doit pas exclure la possibilité que le poil aie directement son développement initial dans le voisinage de la papille, au lieu de ne l'avoir qu'à une certaine hauteur au-dessus de celle-ci. Par conséquent, en admettant cette période, ainsi que la première, comme *période initiale de la régénération du poil,* celle-ci commencerait, chez l' homme, au bout d'un laps de temps variant entre 41 et 72 jours après l'épilation.

III

Premières phases de développement du germe pileux et premier rudiment de la cape de la couche de Henle.

(Planche XXV.)

Dès qu'il est possible d'assigner un contour à l'ensemble des cellules épithéliales de néoformation, destinées à former le nouveau poil et la nouvelle gaine radiculaire interne, on a, déjà constitué, le **germe du poil** proprement dit. La forme que présente celui-ci dans **ses premières phases de développement** peut s'observer dans les fig. 13, 19, 25.

A chacune de ces phases, on distingue, dans le germe, une partie inférieure ample, à surface convexe, superposée à la papille, en manière de calotte. Cette partie est considérée dans le cours

du présent travail comme **bulbe du germe pileux.** Du centre de celui-ci, se détache une espèce de prolongement acuminé formé comme de trois parties, qui vont toujours en se rétrécissant davantage, du bas vers le haut. Dans leur ensemble, ces parties rappellent, de loin, par leur forme, le collet et la tige du poil adulte; c'est pourquoi elles sont désignées ici par les dénominations qui servent à distinguer les parties correspondantes de ce dernier. Ainsi les deux parties les plus basses de ce prolongement sont considerées comme le **collet du germe pileux**, dans lequel on distingue une *partie inférieure* et une *partie supérieure;* au contraire, la troisième partie, supérieure, la plus mince de toutes, est considérée comme la **tige du germe pileux.**

Il est à remarquer que dans le bulbe du germe, à ces premières phases de développement, les cellules en karyokinèse se trouvent déjà disposées autour de la papille de manière à ne pas en dépasser le sommet, présentant ainsi déjà formée la **matrice du germe pileux.** Cette disposition caractéristique des mitoses de la matrice à ne pas dépasser le sommet de la papille est destinée, comme on le verra, à se maintenir dans tous les degrés successifs de développement du poil et de la gaine radiculaire interne.

Evidemment les figures sus-indiquées représentent le germe pileux sous trois phases diverses de développement; je parlerai maintenant de chacune d'elles en particulier.

La fig. 13 représente le germe pileux à sa **première phase** de développement. Dans sa matrice on compte, en tout, 11 mitoses. Les cellules qui le composent, apparaissent, à la péripherie, sur divers points, un peu aplaties et disposées en couches concentriques; à l'intérieur, au contraire, elles se montrent rondes ou légèrement ovales et disposées sans aucun ordre. Dans toutes ces cellules, on voit que le noyau *se rapetisse peu à peu en allant du bas vers le haut.* En outre, tandis que les cellules qui en composent le bulbe et le collet continuent à se distinguer des cellules environnantes seulement parce qu'elles sont plus claires, (fig. 14, 15, 16, 17), *celles qui en forment la tige ont le protoplasma vert et le noyau noir* (fig. 18).

Par conséquent, cette coloration noire du noyau différencie ces cellules de la tige du germe pileux de celles de la zone de kératinisation verte du poil déjà développé et des couches de la

gaine radiculaire interne, que j'ai décrite dans un autre travail[1]); dans ces cas, en effet, le noyau apparaît clair. Malgré cette différence, je crois cependant qu'il existe une identité de significations relativement au degré de kératinisation représenté par la dite coloration dans les deux cas, car, comme on pourra l'observer dans les périodes successives du développement du poil, les cellules avec protoplasma vert et noyau noir du germe pileux prennent entièrement la coloration noire caractéristique de la kératinisation complète, de même que celles de la zone de kératinisation verte du poil adulte et de sa gaine radiculaire interne.

Dans la **seconde phase** du développement du germe pileux (fig. 19), les cellules en karyokinèse, dans la matrice, sont arrivées jusqu'à 14. Le collet et la tige sont *mieux indiqués*, ici, que dans la phase précédente. De plus, la teinte verte du protoplasma et la coloration noire du noyau, limitées, dans la phase précédente, aux cellules de la tige, dans cette phase, s'étendent, vers le bas, *à toutes les cellules de la partie supérieure du collet* (fig. 24), *et à la seule couche de cellules plus externe sur toute la hauteur de la partie inférieure de celui-ci* (fig. 23).

Dans une **troisième phase** de développement (fig. 25), le germe pileux se trouve notablement accru en hauteur et en largeur. Dans sa matrice, les mitoses atteignent le nombre de 31. Le collet se présente un peu modifié dans sa forme, *sa partie inférieure apparaissant notablement plus haute que sa partie supérieure.* A l'intérieur et vers le haut de cette partie inférieure du collet du germe pileux, les cellules présentent, çà et là, le noyau d'une *teinte obscure et le protoplasma clair* (fig. 29). Cet état des cellules, qui, au même endroit, apparaissait aussi dans la phase antécédemment décrite, semble indiquer, dans le germe pileux, le degré de kératinisation qui précède immédiatement celui de la kératinisation verte.

Les cellules susdites dans le degré de kératinisation verte, qui revêtent du haut en bas le germe pileux, ont une importance particulière. Comme on le verra dans les phases ultérieures de développement du germe, elles représentent la couche de Henle. C'est pourquoi on donne ici le nom de **cape de la couche de Henle**

1) Giovannini. *Sur la kératinisation des poils* etc. cité plus haut.

à l'espèce de manteau formé par les cellules susdites au germe pileux.

Pourquoi cette cape se kératinise-t-elle avant les autres parties du germe pileux?

Il est probable que, à la kératinisation de cette, cape *n'est pas étrangère la contre-pression exercée par les cellules épithéliales, contenues à l'intérieur du follicule, sur le germe pileux en voie d'accroissement;* on est porté à admettre cela, soit parce que l'apparition des premières traces de la cape en question a lieu à l'extrémité du germe pileux; soit parce que la dite cape prend une plus grande extension, vers le bas, au fur et à mesure que le germe pileux s'élargit et s'allonge; soit, enfin, parce que cette même cape présente la plus grande épaisseur vers la partie supérieure du germe pileux.

Dès que ce germe se trouve formé, on peut dire déjà délimitée la nouvelle **gaine radiculaire externe**, laquelle vient à être réprésentée par les cellules épithéliales qui se trouvent à l'extérieur et en correspondance du germe. Il est à peine nécessaire de faire remarquer que cette gaine s'étend et se complète, dans la suite, au fur et à mesure que le poil nouveau se développe. Et à propos des cellules qui représentent cette gaine, il ne faut pas oublier de noter qu'on rencontre en elles des noyaux en mitose très abondants, lesquels, bien qu'étant plus nombreux dans le voisinage de la paroi folliculaire, se trouvent quelquefois aussi en bon nombre vers l'intérieur du follicule, jusqu'auprès du germe pileux.

Les cellules épithéliales qui entourent la partie supérieure du germe pileux se trouvent disposées, sur deux ou trois rangs, en couches plus ou moins évidentes, et cette disposition se conserve assez souvent vers le haut sur une certaine étendue, audessus de la pointe du germe. En outre, dans la plus intérieure de ces couches, qui se trouve en contact immédiat avec le germe pileux, les cellules se montrent assez souvent distinctes de celles qui les environnent, soit à cause de leur contour plus évident, soit à cause de leur protoplasma plur clair (fig. 18). C'est cette couche que quelques auteurs ont désignée sous le non de **couche limitante de la gaine radiculaire externe**, laquelle se conserve plus ou moins évidente dans toutes les phases suivantes de développement du poil.

A mesure que le germe pileux se développe, le tissu conjonctif jeune, destiné à former la nouvelle papille, s'accroît aussi au-dessus de l'ancienne. Cependant, dans ce tissu conjonctif, il ne me fut pas donné de trouver, à cette période, plus d'un seul noyau en mitose. Ce tissu conjonctif se trouve *distinctement disposé en couches qui se superposent l'une à l'autre comme autant de calottes* (fig. 13, 14, 19, 20, 25, 26). D'ordinaire, c'est en proximité de leur axe que ces diverses couches ont leur plus grande épaisseur. Dans la première de ces phases de développement du germe pileux, on trouve, sur l'ancienne papille, une seule de ces couches, tandis qu'on en trouve deux dans les deux autres phases. Assez souvent, la plus externe a les noyaux des cellules connectives colorés moins fortement que ceux de la couche qui lui succède immédiatement vers l'intérieur.

Au fond du follicule, le tissu conjonctif nouvellement formé donne lieu, dans son ensemble, à la formation d'une espèce de *bouton* à surface plus ou moins irregulière et à large base. Celui-ci apparaît peu élevé dans la première phase de développement du poil, mais il devient notablement plus saillant dans les deux autres phases.

A cette période, il n'est plus possible de reconnaître avec certitude, dans le tissu conjonctif de néoformation, celui qui appartient à l'ancienne papille; c'est pourquoi l'on dirait, que les *cellules de cette dernière rajeunissent et se mêlent à celles de formation récente pour créer la papille nouvelle.*

A l'égard du follicule, il faut d'abard noter que, dans sa couche conjonctive circulaire, l'on compte 2 mitoses seulement dans la première phase de développement du germe pileux, tandis que l'on en compte 11 dans la seconde, et 4 dans la troisième. En second lieu, on doit remarquer que *l'élargissement bulbeux* du follicule se trouve déjà beaucoup mieux indiqué, dans cette période, que dans la période précédente.

Les trois degrés de développement du germe pileux, décrits ici, ont été constatés dans le cuir chevelu enlevé 102 jours après l'épilation, à l'intérieur des follicules qui se trouvaient très rapprochés, comme pour former un seul groupe. Cependant, j'ai encore observé, dans la peau enlevée 64 et 72 jours après l'épilation, des phases de développement du germe pileux tout à fait semblables à celles de cette période.

IV

Premières phases du développement du poil et complément de la cape de la gaine radiculaire interne.

(Planche XXVI.)

Lorsque le germe commence à présenter, à son intérieur, le poil proprement dit dans ses premières phases de développement, il apparaît sensiblement modifié dans sa forme. Cela dépend, en premier lieu, du fait que le collet du germe, déjà notablement allongé, modèle, pour ainsi dire, son contour sur celui du poil, à mesure que celui-ci s'accroît dans son intérieur. Dans le collet, sa partie inférieure, relativement large, et sa partie supérieure, plus étroite, n'apparaissent plus aussi évidentes que dans la période précédente.

La première phase de développement du poil est représentée dans la fig. 1. Comme on peut le vérifier ici, dans la matrice du germe pileux l'on compte déjà 41 cellules en karyokinèse. La distinction des cellules du poil proprement dit commence à être possible seulement *un peu au-dessus du sommet de la papille, et devient toujours plus marquée à mesure que l'on procède vers le haut.* Les cellules qui se trouvent immédiatement à l'extérieur de celles du poil, représentent les trois capes de la gaine radiculaire interne, et par conséquent sont, dans leur ensemble, considérées comme **cape de la gaine radiculaire interne.**

Dans cette première phase de développement du poil, les cellules de celui-ci se distinguent de celles qui environnent la cape de la gaine radiculaire interne, plus par leur disposition que par leur aspect. En effet, tandis que les cellules de cette dernière apparaissent bien distinctes et disposées régulièrement en couches concentriques, celles du poil, serrées les unes contre les autres, se présentent un peu moins évidentes. En bas seulement, les cellules les plus externes du poil se montrent disposées en une seule couche régulièrement circulaire et avec protoplasma bien distinct (fig. 3); mais bientôt, vers le haut, les cellules de cette couche se confondent, elles aussi, avec celles du poil (fig. 4). Relativement à la signification de cette couche, il semble qu'elle représente la première trace de la **cuticule du poil.**

Dans leur ensemble, les cellules du poil s'élèvent, au-dessus de la papille, en forme d'une espèce de cône, dont la surface, sur une coupe longitudinale, apparaît légèrement ondulée de bas en haut. Considérée sous le rapport des phases successives de développement du poil, cette espèce de cône peut être regardée comme le premier rudiment du **collet du poil.**

Relativement à l'apparence et à la direction, les cellules des différentes couches de la cape de la gaine radiculaire interne ne présentent pas, vers le bas, de notables différences entre elles (fig. 3, 4); c'est seulement au niveau de l'extrême pointe du poil que les cellules de la couche la plus interne apparaissent *plus aplaties que celles des deux autres couches qui se trouvent à l'extérieur,* tandis que les cellules de la couche moyenne paraissent non seulement aplaties, mais *comme entraînées, dans le sens de leur plus grand diamètre, perpendiculairement à l'axe du poil* (fig. 5). La couche la plus interne des cellules aplaties se rétrécit presque insensiblement vers le haut, de manière à former une espèce de cape superposée au poil. Au contraire, les cellules de la couche moyenne se continuent au-dessus de cette dernière couche, jusqu'à remplir toute la partie restante de la cape de la couche de Henle. Ici, les cellules de cette couche moyenne, après avoir perdu la disposition perpendiculaire vers l'axe du poil, ci-dessus indiquée, présentent leur contour net et leur noyau déjà notablement atrophié et plutôt vivement coloré (fig. 6). Ces indices signifient que les premières altérations propres de la kératinisation se sont déjà produites en elles. Des deux couches superposées au poil décrites ci-dessus, l'interne est considérée comme la première trace de la **cape de la cuticule radiculaire,** et la moyenne comme la première trace de la **cape de la couche de Huxley.**

Quant à la cape de la couche de Henle, qui est superposée aux deux capes mentionnées en dernier lieu, elle commence à présenter, dans cette phase de développement du germe, des granulations de kératohyaline sur la portion qui correspond à peu près au collet du poil; de cette manière se trouve tracée la **zona granulosa de la cape de la couche de Henle.** Au-dessus de cette zone, le protoplasma des cellules, avant de passer au degré de coloration verte, présente, sur une étendue restreinte, l'aspect clair particulier aux cellules de la *zona lucida* des couches de la gaine radiculaire interne; c'est pourquoi, cette couche peut être

considérée comme représentant déjà la **zona lucida de la cape de la couche de Henle.** Les cellules de la portion restante de cette cape, spécialement au niveau de la partie supérieure du collet du germe pileux, se trouvent déjà sur quelques points, *passées complètement ou incomplètement, du degré de kératinisation verte, au dernier degré de kératinisation* représenté par une teinte noire. Dans ce dernier cas, c'est la partie externe des cellules qui montre avoir atteint le degré de kératinisation noire, tandis que la partie interne des mêmes cellules se conserve encore au degré de kératinisation verte. Et cette circonstance est une nouvelle preuve de l'influence de la contre-pression à l'égard de la kératinisation des cellules de la cape de la couche de Henle. En haut, la kératinisation noire ne s'étend cependant pas au-dessus de la première moitié, environ, de la tige du germe pileux.

Une **seconde phase** de développement du poil est représentée par la fig. 7. Dans la matrice du germe pileux les mitoses s'élèvent au nombre de 43. Le poil, outre qu'il s'est un peu accru en tous les sens, se présente aussi notablement modifié dans sa forme. En effet, on distingue, en lui, trois parties qui se succèdent toujours plus étroites du bas vers le haut. Les deux parties inférieures sont formées comme de deux cônes superposés, à surface légèrement convexe, de hauteur presque égale, mais dont l'inférieur présente une base environ six fois plus large que le supérieur. La troisième partie, qui s'élève au-dessus de celles que je viens de décrire, est constituée par un court et mince prolongement formé en grande partie de la cuticule du poil. Les deux premières de ces parties, c'est-à-dire, l'inférieure et la moyenne, appartiennent au **collet du poil**, dont elles représentent, respectivement, la *partie inférieure* et la *partie supérieure*. Comme on le verra plus loin, ces deux parties se conservent distinctes, dans le collet, jusqu'au développement complet du poil. Quant à la troisième, elle peut être considérée comme la première trace de la **tige du poil.**

A cette phase de développement du germe du poil, la kératinisation de la cape de la couche de Henle est un peu plus étendue vers le bas; en outre, dans la partie kératinisée de cette cape, on peut voir que les noyaux des cellules, au lieu d'être obscurs, comme dans les phases précédentes, commencent à se présenter sous un aspect clair (fig. 11).

Les cellules de la cape de la couche de Huxley renferment des granulations de kératohyaline sur une étendue correspondant, à peu près, à la partie supérieure du collet du poil. De même dans la cape de la cuticule de la gaine radiculaire interne, au niveau du point où la partie supérieure du collet du poil se joint à la tige de celui-ci, on trouve aussi, sur un espace peu étendu, des granulations de kératohyaline. C'est pourquoi l'on peut considérer comme déjà formée, la **zona granulosa de la cape de la couche de Huxley**, et la **zona granulosa de la cape de la cuticule de la gaine radiculaire interne.**

Une **troisième phase** de développement du poil est représentée par la fig. 13. Dans la matrice du germe qui renferme le poil, à cette phase d'accroissement, les mitoses montent jusqu'à 53. Ce qui distingue particulièrement cette phase, c'est que la tige du poil est déjà développée d'une manière notable. Dans cette tige, la partie interne, qui représente le poil proprement dit, a une forme un peu différente de la partie externe qui représente la cuticule de celui-ci. En effet, tandis que la première de ces parties présente la forme d'un cône mince, la seconde, quant à sa forme, peut se diviser en deux portions: l'une, inférieure, relativement large, renfermant la substance propre du poil et qui, sur la coupe longitudinale, semble se terminer en ogive; l'autre, supérieure, se détachant de la précédente en manière de très mince filament.

A cette phase de son développement, on commence déjà à rencontrer, dans le poil, les modifications propres de la kératinisation. Vers le haut de la partie supérieure du collet, ses cellules se présentent avec le protoplasma coloré en vert, tandis que leur noyau, notablement atrophié, apparaît clair (fig. 15). Par conséquent on peut, dès ce moment, considérer, comme indiquée, la **zone de kératinisation verte du poil.** En correspondance de la tige du poil, sur toute sa hauteur, cette coloration verte devient obscure, ce qui indique un passage ultérieur des cellules au stade de kératinisation noire. Et comme cet aspect obscur de la tige est toujours plus marqué à mesure que l'on procède du bas vers le haut, on doit en conclure que la kératinisation de celle-ci est *d'autant plus complète que l'on procède du bas vers le haut.*

Tandis que ces modifications ont lieu dans le poil, d'autres

s'accomplissent dans la cape de la couche de Huxley et dans celle de la cuticule de la gaine radicale interne.

Dans la cape de la couche de Huxley, la *zona granulosa* se trouve un peu plus étendue en hauteur que dans les phases précédentes. En même temps, les cellules qui correspondent à cette zone, lorsque la kératohyaline ne se colore pas, commencent à présenter, distinctement, l'aspect qui leur est propre (fig. 15, 16). Les cellules qui, dans cette cape, succèdent, vers le haut, à celles de la *zona granulosa,* s'éclarcissent rapidement, et, sur un certain parcours, prennent, d'une manière distincte, l'aspect des cellules de la *zona lucida* (fig. 17); puis, plus en haut, les cellules perdent cet aspect pour prendre celui qui est propre aux cellules dans le stade de kératinisation verte (fig. 18), aspect qu'elles conservent sur une hauteur presque égale à celle qui a été précédemment indiquée. C'est pourquoi, à cette phase de développement du poil, on peut dire déjà formée la **zona lucida** et la **zona viridis de kératinisation de la cape de la couche de Huxley.** Dans les cellules de cette cape, la disposition perpendiculaire à l'axe du poil est, non seulement plus marquée, mais encore, *plus étendue que dans les phases précédentes, en proportion de la hauteur de la tige du poil notablement accrue.*

Dans le germe à cette phase de développement, on voit aussi, distinctement, la **zona lucida** et la **zona viridis de kératinisation de la cape de la cuticule de la gaine radiculaire interne.** Dans la cape de la cuticule de cette gaine, les deux zones indiquées commencent un peu plus bas que dans la cape de la couche de Huxley; cependant, dans la première de ces capes, la zone de kératinisation verte est beaucoup plus haute que dans la seconde.

Dans cette phase de développement du germe, les trois capes de la gaine radiculaire interne, en correspondance de leur partie supérieure, se trouvent toutes, sur une certaine extension, presque entièrement au degré de kératinisation noire et comme fusionnées entre elles, de façon à ne se distinguer plus les unes des autres. Cette portion kératinisée qui, comme on le verra, est destinée à avoir un certain rapport avec la *corticalisation* du poil, est considérée, ici, comme la **portion kératinisée de la cape de la gaine radiculaire interne.**

Dans une **quatrième phase** de développement, le poil se trouve

déjà notablement accru à l'intérieur du germe (fig. 19). Malgré cela, dans la matrice de ce dernier, se trouvent 44 mitoses seulement; c'est-à-dire que l'on en compte 9 de moins que dans la troisième phase précédemment décrite. La partie inférieure du poil, qui repose immédiatement sur la papille, présente déjà distinctement indiqué un renflement qui doit être considéré comme le premier signe de la formation du **bulbe.** La délimitation des trois capes de la gaine radiculaire interne est déjà arrivée jusqu'à celui-ci. Cependant la plus externe de ces capes se prolonge vers le bas un peu plus que la moyenne, et la même chose a lieu pour cette dernière relativement à la plus interne. A la partie supérieure du bulbe, les couches de cellules de ces trois capes se présentent déjà sous l'aspect caractéristique qu'elles ont quant elles représentent la gaine radiculaire interne à son complet développement (fig. 20).

Quant au collet du poil, tandis que sa partie inférieure s'est sensiblement rétrécie, sa partie supérieure, au contraire, s'est un peu élargie: il résulte de cela que l'angle formé par ces deux parties est beaucoup plus obtus que dans la seconde et dans la troisième phase de cette période, qui ont été précédemment décrites. La distinction du bulbe et les modifications du collet mentionnées ci-dessus, ont évidemment pour effet d'imprimer au poil une forme qui se rapproche toujours plus de celle qu'il présente à son complet développement.

Tandis que, dans cette phase de développement, le poil se perfectionne dans sa forme, vers le haut de la partie inférieure de son collet les cellules les plus externes présentent, sur une certaine étendue, l'aspect clair caractéristique des cellules de la *zona lucida* (fig. 22); un peu plus haut, les cellules de la cuticule du poil présentent un aspect analogue sur une étendue à peu près correspondante (fig. 23); c'est pourquoi on peut considérer comme déjà formées la **zona lucida du poil** et la **zona lucida de la cuticule du poil.** Dans la partie supérieure du collet (fig. 23), on commence aussi à distinguer la première trace de la **zona fusca du poil** à l'aspect un peu obscur des cellules.

La tige du poil, encore entièrement au stade de kératinisation noire, est un peu grossie. On commence déjà à y observer assez distinctement que la kératinisation susdite est *d'autant plus complète que l'on procède de l'intérieur vers l'extérieur* (fig. 24).

La zone de kératinisation verte de la cape de la cuticule de la gaine radiculaire interne et celle de la cape de la couche de Huxley, sont beaucoup moins hautes, dans cette phase, que dans la troisième précédemment décrite, se réduisant ainsi aux limites qui se rapprochent le plus de celles qu'elles présentent dans la gaine radiculaire interne du poil à son complet développement. Au contraire, plus haute et plus complètement au stade de kératinisation noire apparaît la portion kératinisée de la cape de la gaine radiculaire interne. Il est à remarquer que la tige du poil, déjà sensiblement grossie, et, elle, aussi, au stade de complète kératinisation noire, *pénètre, par son extrémité, dans cette dernière partie, et se confond complètement avec elle.*

Arrivés à ce point, il est opportun de nous arrêter un instant à considérer, d'une manière générale, de quelle façon se forment les capes de la gaine radiculaire interne.

De ce qui a été exposé, il résulte : que les cellules de la cape de la cuticule de la gaine radiculaire interne et celles de la cape de la couche de Huxley commencent à prendre la disposition perpendiculaire à l'axe pilaire, qui leur est propre, seulement à l'apparition du poil ; que cette disposition s'étend en raison de l'accroissement de celui-ci ; que en proportion de cet accroissement, procède aussi la kératinisation des capes mentionnées. Cela porte naturellement à admettre, comme probable, que le poil en voie de développement, *non seulement entraîne les cellules des deux capes susdites dans la direction qui leur est propre, mais concourt aussi, par la pression qu'il exerce sur ces cellules, à leur kératinisation.* C'est pourquoi, tandis que la kératinisation de la plus externe des capes de la gaine interne de la racine aurait lieu, comme on l'a dit, par une pression qui s'exercerait sur elle de l'extérieur, au contraire, la kératinisation des deux capes les plus internes aurait lieu par une pression qui s'exercerait sur elles précisément en sens opposé, c'est-à-dire de l'intérieur.

Il est à remarquer que, *dans le poil, à cette période de développement, on rencontre de petits amas de granulations pigmentaires,* ayant leur siège, tantôt dans le fond de sa matrice (fig. 7, 13), tantôt en proximité de la partie supérieure de la papille (fig. 19), tantôt, enfin, à son extrémité (fig. 1).

Dans les quatre phases diverses, que je viens de décrire, la papille s'accroît, spécialement en hauteur, à mesure que le

poil se développe. Dans une de ces phases, on ne rencontre aucune mitose dans la papille, tandis que dans les autres, les mitoses varient de 1 à 3 pour chaque papille. Dans ce second cas, les mitoses ont leur siège non seulement dans la papille nouvelle, mais aussi au-dessous de celle-ci, à peu près dans la place déjà occupée par l'ancienne. Les couches de tissu conjonctif de néoformation, dont chaque papille est composée, atteignent le nombre de trois. A la partie inférieure d'une de ces papilles, la couche externe de tissu conjonctif paraît pénétrer, sur la hauteur d'une coupe environ, dans la zone interne de tissu conjonctif qu'elle renferme, de façon que celle-ci se montre comme divisée en deux parties (fig, 2). La couche de tissu conjonctive circulaire du follicule, en raison de l'accroissement du germe pileux, se trouve plus étendue vers le haut. Dans cette couche, le nombre des mitoses varie de 5 à 14 pour chaque follicule. Vu en coupe longitudinale, le follicule, dans les trois premières phases de cette période, sur l'étendue de la couche conjonctive circulaire, présente un contour plus ou moins sinueux; mais dans la dernière phase, il tend déjà à se faire régulièrement linéaire. A cette période, à l'intérieur de cette couche conjonctive circulaire, paraît déjà, dans quelques follicules, une mince couche de tissu conjonctif, un peu plus clair que le tissu conjonctif environnant et d'une apparence uniforme; ainsi se trouve déjà tracée la nouvelle **couche anhiste folliculaire** (fig. 4, 5, 9, 10, 11). Celle-ci commence à peu près à la partie supérieure de la portion bulbaire du follicule et s'étend un peu seulement vers le haut.

Dans la peau enlevée 64, 68, 80 et 102 jours après l'épilation, on trouva des poils appartenant aux diverses phases qui caractérisent cette période.

V.

Corticalisation de la tige du poil et sortie de cette dernière de la cape de la gaine interne de la racine.

(Planche XXVII.)

La phase de développement du poil qui suit immédiatement celle de la période précédente, peut s'observer à l'intérieur du germe représenté dans la fig. 1: à ce point, on *peut considérer*

le germe pileux comme arrivé à son dernier degré de développement. Dans la matrice de ce germe, les mitoses s'élèvent à 49. Dans le poil, que celui-ci renferme, on aperçoit un léger degré d'accroissement. On y trouve déjà la *zona fusca* très évidente avec son aspect caractéristique (fig. 4).

Mais la modification la plus importante qui distingue cette phase de développement du poil, s'observe dans la tige. Celle-ci, qui se trouve au stade de kératinisation noire, s'éclaire un peu à son extrémité, sur une hauteur peu considérable, en même temps qu'elle présente la coloration d'un rouge violet (fig. 5), que j'ai indiquée ailleurs comme caractéristique du **degré de précorticalisation**, c'est-à-dire, d'un degré que l'on peut considérer comme intermédiaire entre la simple kératinisation et la *corticalisation* complète. Ce passage à la précorticalisation s'accomplit *pendant que l'extrémité de la tige pilaire se trouve étroitement entourée, de toutes parts, par la cape de la gaine radiculaire interne.* A cette phase de développement, le seul germe contenant le poil, que j'aie pu observer, est celui que je viens de décrire.

Le poil le plus petit que j'aie trouvé au degré de complète corticalisation de sa tige, et qui, par conséquent, représente la phase de développement qui suit celle que l'on vient de décrire, peut s'observer dans la fig. 6. En considérant ce poil, on voit qu'il a déjà atteint une hauteur remarquable, arrivant, par sa pointe, presque à la hauteur de la partie supérieure des glandes sébacées. Ici, la tige du poil ne se trouve plus entièrement recouverte, à son extrémité, par la portion kératinisée de la cape de la gaine radiculaire interne, car celle-ci se présente ouverte en haut et, sur une certaine longueur, éloignée de la tige du poil, et crevassée en divers points (fig. 10). Ces altérations ont évidemment eu lieu parce que l'extrémité de la tige pilaire s'est accrue à l'intérieur de la cape de la gaine radiculaire interne et l'a, par conséquent, déchirée. Dès ce moment, on peut dire que le poil, à l'exception de la pigmentation et de la moelle, possède déjà *tous les caractères de son développement complet.*

Dans la **matrice du poil** et de la **gaine interne de la racine** les cellules en karyokinèse s'élèvent à 73. Dans le bulbe, la gaine radiculaire interne, ainsi que la cuticule du poil, se montrent sous leur aspect caractéristique. Au-dessus du bulbe on voit très distinctement la *zona lucida* du poil (fig. 7) et de sa cuticule, de

ainsi que la *zona fusca.* La tige se montre sous la forme d'un cône étroit, déjà un peu plus haut que toute la partie du poil qui est au-dessous.

Les modifications que présente cette tige sont importantes. Premièrement, la zone de kératinisation noire se trouve déjà notablement circonscrite à la partie inférieure de la tige du poil. En outre, à partir de celle-ci, le poil, de rond qu'il était au niveau du collet, devient visiblement ovale (fig. 8). On peut, conséquemment, considérer comme déjà formée la **zona plasmatrix de la tige du poil.** Celle-ci s'éclaire peu à peu vers le haut, prenant en même temps, sur une petite extension, la coloration rouge violet particulière à la **zona precorticalis du poil.** Comme cela a lieu dans le poil à son complet développement, la **zona praecorticalis** de la cuticule s'étend un peu plus vers le haut que la zone correspondante de la substance propre du poil. Le reste de la tige pilaire apparaît d'une coloration jaune clair uniforme, qui indique que, ici, la transformation en **substance corticale** a déjà eu lieu. Dans les cellules, le passage du stade de *précorticalisation* à celui de la *corticalisation* n'est pas rapide, mais, comme je l'ai fait observer dans un autre travail, il se produit graduellement de l'extérieur à l'intérieur; de sorte que, à une hauteur donnée de la tige du poil, le protoplasma cellulaire présente déjà la coloration jaune clair, tandis que le noyau conserve encore la coloration rouge violet (fig. 9).

La portion kératinisée de la cape de la gaine radiculaire interne, transformée en la **portion kératinisée de la gaine radiculaire interne,** se trouve accrue de manière à envelopper étroitement la tige du poil dans la plus grande partie de sa hauteur. En conséquence, la kératinisation de la couche de Huxley s'étend beaucoup plus en bas que dans la phase précédente.

Dans les deux phases de cette période, on ne recontre pas de mitoses dans la papille. Celles-ci ont aussi notablement diminué en nombre dans la couche conjonctive circulaire du follicule, où chacune de ces deux phases n'en présente pas plus de 2.

Enfin, relativement à la seconde phase de cette période, il est bon de remarquer que, au-dessus du sommet de la papille, on trouve quelques rares amas de granulations pigmentaires, analogues à ceux que l'on a observés dans les phases de la période précédente.

La première des phases décrites ici a été trouvée dans la peau enlevée 102 jours après l'épieation; la seconde dans la peau enlevée 78 jours après.

VI

Pigmentation du poil et formation de la moelle.

Dans le cheveu nouvellement formé, il ne s'établit une **pigmentation** régulière que lorsqu'il a atteint un notable développement, et que sa tige sort déjà libre à l'extérieur de la peau. Le plus petit des cheveux régulièrement pigmentés, qu'il me fut donné de trouver, est représente dans la fig. 11 de la planche XXVII.

Dans la matrice de ce poil et dans celle de la gaine interne de la racine, on compte, en tout, 79 mitoses. Dans ce poil, la *zona plamatrix* et la *zona praecorticalis* sont un peu moins hautes que dans le second poil de la période précédente. La couche de Huxley commence à se montrer kératinisée, environ à la hauteur de la limite supérieure que la première des deux zones indiquées présente à la surface du poil, la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne se faisant, de cette manière, un peu plus etendue vers le bas que dans la dernière phase précédemment décrite. Et comme, dans le développement ultérieur du poil, *il arrive constamment que la couche de Huxley se kératinise à la hauteur de la zona plasmatrix sus-indiquée*, l'on peut dire que, dès cette phase de développement du poil, la portion kératinisée de la gaine radiculaire interne a atteint, vers le bas, les limites qu'elle a dans le poil à son complet développement. En dehors de là, ce poil n'offre rien de remarquable si ce n'est sa pigmentation.

Le pigment semble jaillir de la partie supérieure de la papille, dans une zone qui commence, en bas, peu au-dessus du point où le corps de la papille a sa grosseur *maxima*, et s'étend, vers le haut, jusqu'à une petite distance de la pointe. *Dans les cellules du poil les plus rapprochées de la papille, les granulations pigmentaires se trouvent clairement insérées entre les cellules.* Vers le bas, elles forment comme des filaments (fig. 12); mais, à mesure que l'on procède vers le haut, elles se présentent toujours plus clairement réunies, çà et là, en amas, pour la plupart allongés, inégaux quant à leur forme et pourvus d'un nom-

bre variable de prolongements (fig. 13). Evidemment ces amas ne représentent que des cellules migratrices pigmentaires ,lesquelles apparaissent, ici, sous un aspect un peu différent de celui qui a été décrit précédemment. Les cellules du poil, de l'intérieur vers l'extérieur, devenant toujours plus pressées, il en résulte que, à la partie périphérique du bulbe, il n'est plus possible de distinguer le contour cellulaire, et que, par conséquent, *il n'est plus possible non plus de distinguer si le pigment se trouve encore entre les cellules.*

Sur toute l'extension de la partie inférieure du collet du poil, le pigment, sous forme de granulations éparses, se remarque seulement dans une zone périphérique, tandis que, dans une partie centrale, on n'en voit point du tout. Vers le bas de la dite partie il n'est pas encore possible de distinguer si les granulations pigmentaires se trouvent dans les cellules du poil ou entre elles (fig. 14); mais *à mesure que l'on va vers le haut de la zona lucida, les dites granulations apparaissent assez distinctement entre les cellules.*

En correspondance de la *zona fusca* le pigment devient très peu visible, et le même fait se remarque en correspondance de la *zona viridis* de kératinisation du poil (fig. 16). En correspondance de la *zona plasmatrix,* on n'aperçoit nullement les granulations pigmentaires (fig. 17). Au contraire, elles redeviement visibles dans le reste de la tige du poil (fig. 18).

La cuticule du poil ne présente de granulations pigmentaires sur aucun point de son extension.

Dans la papille, on trouve deux mitoses. A cette phase de développement du poil, elle se compose de 7 couches.

Je parlerai maintenant du poil pourvu de la **moelle.** D'après ce qu'il m'a été donné d'observer, le poil commence à présenter des traces de moelle, à son intérieur, *seulement quand il a atteint le degré de développement de celui qui est représenté dans la fig. 1 de la planche XXVIII.* A ce point, l'on peut dire que *le poil est complet dans toutes ses parties.*

Dans la matrice de ce poil et dans celle de sa gaine radiculaire interne, les mitoses arrivent au nombre de 110. La forme de ce poil est, en quelque point, différente de celle des poils précédemment décrits. Le bulbe y est mieux prononcé, se réduisant, en même temps, à une hauteur correspondant, à peu près,

à celle de la papille. De la distinction entre la partie inférieure plus large et la partie supérieure plus étroite du collet du poil, il n'existe plus qu'une légère trace; en outre, le point où l'une de ces parties passe dans l'autre ne se trouve plus à moitié de la hauteur du collet du poil, comme dans les phases précédentes, mais notablement plus en haut. Malgré cela, les limites en hauteur de la *zona lucida* et de la *zona fusca* se conservent, relativement, à peu près inaltérées.

Venons maintenant à la moelle. Par rapport à celle-ci, il faut d'abord observer que, si l'on établit une comparaison entre le poil médullaire, décrit ici, et les poils non encore pourvus de moelle, les cellules qui environnent le sommet de la papille dans le premier de ces cas (fig. 4), ne présentent pas un plus grand nombre de mitoses que dans le second. De même, immédiatement au-dessus du sommet de la papille (fig. 5, 6), dans les cellules de la moelle, on ne rencontre nullement des noyaux en mitose. Bien que ce résultat fût conforme à ce que j'avais observé autrefois[1]), j'ai cependant voulu étendre mes recherches à beaucoup d'autres poils pourvus de moelle, dans le but de vérifier si ce fait était constant. Mais j'ai toujours constaté que l'activité prolifique des cellules qui sont placées immédiatement au-dessus du sommet de la papille, n'était nullement augmentée, en comparaison de celle que l'on rencontre dans les poils non pourvus de moelle. On peut induire de là que *les cellules du poil, voisines du sommet de la papille, ne doivent pas être considérées comme matrice de la moelle.*

Dans le jeune poil en question, la cavité médullaire n'apparaît pas d'une ampleur uniforme sur toute son étendue. Sa plus grande ampleur se trouve sur l'extension, relativement peu considérable, de sa partie inférieure, correspondant à la portion la plus large du collet du poil; dans le reste du poil elle est très étroite et, çà et là aussi, assez fréquemment interrompue. En conséquence de ce fait, dans la première de ces parties, les cellules qui composent la moelle sont relativement nombreuses; mais en

1) Giovannini. *Sullo sviluppo normale e sopra alcune alterazioni dei peli umani.* (*Atti della R. Accademia Medica di Roma,* an. XIII, 1886—87, série II, vol. III. — *Vierteljahrsschrift f. Dermatologie u. Syphilis,* 1887, p. 1052.

allant de ce point vers le haut, à mesure que la cavité médullaire se rétrécit, elles diminuent en nombre, jusqu'à se réduire, le plus souvent, à une cellule seulement. Là où ces cellules présentent les premières altérations de la kératinisation, on remarque quelquefois, dans leur protoplasma, des stries marquées qui partent du noyau comme autant de rayons (fig. 8).

Les cellules de la moelle, ainsi que celles du poil, sont sujettes aux *altérations caractéristiques de la kératinisation et de la précorticalisation;* seulement, dans la moelle, ces altérations *s'accomplissent beaucoup plus tard que dans les autres parties du poil.* Ce fait est assez manifeste à la partie inférieure de la tige du poil. Ici l'on trouve, en effet: que, en correspondance de la *zona praecorticalis,* la moelle conserve l'apparence de la *zona fusca* (fig. 11); que là où la corticalisation du poil est déjà commencée, la moelle apparaît encore au stade de simple kératinisation (fig. 12); que, plus en haut, seulement, se montre la coloration rouge violet caractéristique de la *zona praecorticalis* (fig. 13), coloration qui se maintient plus ou moins apparente dans la moelle de la portion restante de la tige.

Si l'on observe les coupes transversales du poil médullaire dont il s'agit ici, on trouve que *la kératinisation et la précorticalisation sont moins parfaites dans la moelle que dans le reste du poil.* C'est ce que démontre avec évidence la manière de se comporter des zones de kératinisation du poil. Ainsi la coloration de la *zona viridis* de kératinisation du poil s'affaiblit peu à peu, à mesure que l'on procède de l'extérieur vers l'intérieur, au point de disparaître dans le voisinage de la moelle. La *zona plasmatrix,* en se comportant d'une manière analogue, se montre, dans la moelle, d'une teinte noire moins prononcée qu'à la partie extérieure du poil. La teinte de la *zona praecorticalis* apparaît aussi, dans la moelle, un peu moins intense que dans la substance propre du poil.

Ces deux dernières circonstances *expliquent suffisamment,* il me semble, *la manière dont se produit la moelle,* sans qu'il soit nécessaire de recourir à l'existence d'une matrice spéciale pour elle. La moelle serait simplement formée par les cellules du poil, qui, à cause de leur position centrale, ne subissent que tardivement et incomplètement le processus de kératinisation et de précorticalisation.

Le pigment arrive-t-il à l'intérieur de la moelle?

Immédiatement au-dessus de la papille, le pigment limite d'une manière plus ou moins nette le contour de la moelle (fig. 5—6); mais à mesure que l'on procède vers le haut du collet, on voit, avec évidence, que *les granulations pigmentaires se trouvent, çà et là, à l'intérieur du canal médullaire* (fig. 10).

Passant maintenant du poil aux gaines radiculaires interne et externe correspondantes, il faut noter seulement qu'elles se montrent plus étendues en hauteur, en raison du plus grand développement du poil.

A ce degré de développement, le poil, ainsi que le follicule qui le contient, se trouve enfoncé beaucoup plus profondément dans le tissu sous-cutané que dans le degré de développement précédent. Toute trace de la portion atrésique du follicule a disparu. La papille, presque parfaite dans sa forme, présente deux noyaux en mitose. Elle ne laisse plus distinguer la distribution, par couches, du tissu conjonctif et prend ainsi l'apparence qu'elle possède à son développement complet. Dans la couche de tissu conjonctif circulaire du follicule, l'on ne trouve plus que 3 noyaux en mitose. En correspondance du collet du poil, on observe, dans cette couche, des cellules migratrices pigmentaires, qui ont leur siège principalement autour des vaisseaux.

Conclusions.

Et maintenant, tout ce qui a été exposé, jusqu'ici, relativement au mode de reproduction du cheveu après qu'il a été arraché, peut se résumer comme il suit:

1º La régénération du cheveu commence au bout d'un temps qui varie entre 41 et 72 jours après l'épilation.

2º Cette régénération s'opère par karyokinèse des cellules épithéliales restées à l'intérieur du follicule atrophié.

3º A une première période de la régénération, la karyokinèse se trouve, sur une certaine extension, au-dessus de l'ancienne papille (*période prégerminale*).

4º A une seconde période, la karyokinèse se montre particulièrement active en proximité de la papille, et les cellules de

néoformation commencent à se disposer en couches sur la surface papillaire (*premier rudiment du germe pileux*).

5⁰ Lorsque les cellules de néoformation ont donné lieu à un certain nombre de ces couches, elles s'élèvent du milieu de celles-ci de manière à former une espèce de prolongement acuminé qui présente, à peine indiquée, la forme du collet et de la tige du poil adulte (*germe pileux*). Tandis que le germe se développe, sa couche la plus externe de cellules tend à se kératiniser du haut au bas (*cape de la couche de Henle*).

6⁰ A un certain degré de développement du germe, s'ébauchent, à son intérieur, d'abord le collet et ensuite la tige du poil (*premières phases de développement du poil*); en même temps on voit se délimiter la cape de la cuticule de la gaine radiculaire interne et la cape de la couche de Huxley. Pendant que le poil se trouve dans ses premières phases de développement, sa tige passe au stade de simple kératinisation, tandis que son collet présente successivement formées la *zona viridis*, la *zona fusca* et la *zona lucida;* en même temps se complètent, d'abord la kératinisation de la cape de la couche de Henle, et ensuite celle des deux autres capes de la gaine radiculaire interne.

7⁰ La tige du poil commence à passer au stade de précorticalisation pendant qu'elle se trouve encore renfermée dans la portion kératinisée de la cape de la gaine radiculaire interne; mais dès que sa transformation en substance corticale est accomplie, elle perce la dite portion kératinisée et se fait jour à l'intérieur du follicule. A ce point, le poil et sa gaine radiculaire interne sont déjà formés. Mais tandis que la première de ces parties continue à croître librement vers l'extérieur, la seconde, après avoir atteint une certaine hauteur, s'arrête dans son développement.

8⁰ Bien que l'apparition de cellules migratrices pigmentaires, parmi les cellules épithéliales contenues dans le follicule, soit contemporaine au réveil de la karyokinèse dans ces dernières, toutefois c'est seulement quand le poil nouveau se trouve déjà accru à l'extérieur de la peau, que commence la distribution régulière du pigment à son intérieur.

9⁰ Ensuite, lorsque le poil se trouve déjà notablement grossi, ses cellules les plus centrales n'atteignant que tardivement et d'une manière incomplète le degré de kératinisation aussi bien

que celui de précorticalisation, donnent lieu à la formation de la moelle.

10° Dans la matrice du germe pileux et dans celle du poil proprement dit et de sa gaine radiculaire interne, le nombre des mitoses s'accroît à peu près en raison du degré de développement de ces parties.

11° Pendant que le germe pileux et le poil croissent entre les cellules épithéliales contenues dans le follicule, ils réveillent autour deux une active karyokinèse, d'où résulte la formation de la nouvelle gaine radiculaire interne.

12° A mesure que le poil croît, a lieu, sur l'ancienne papille, le développement, en couches, du tissu conjonctif qui forme la papille nouvelle.

13° Tandis que le poil et les gaines radiculaires correspondantes se développent, la paroi du follicule se revêt d'une nouvelle couche conjonctive circulaire. C'est seulement lorsque cette couche a atteint un certain degré de développement qu'apparaît, à son intérieur, la couche anhiste.

Ainsi, ces observations apportent quelque lumière sur le mode de régénération du poil humain après l'épilation, question qui, comme on l'a vu, était restée, jusqu'à présent, complètement dans l'obscurité. En les considérant par rapport à ce que l'on connaissait, jusqu'ici, relativement au développement du poil en général, quelques-unes des observations que je viens d'exposer paraîtront tout à fait nouvelles, tandis que quelques autres s'écartent, sur plusieurs points, des données fournies par les autres observateurs. Mais entrons dans plus de détails.

A ce propos, il faut d'abord remarquer que la karyokinèse n'avait été observé, jusqu'ici, que dans le poil de mue par Mr. Waldeyer [1]) et par Mr. Reinke [2]). Le premier de ces auteurs nous dit simplement que les cellules épithéliales qui, après le dégagement du poil, se trouvent entre celui-ci et la papille atrophiée „vermehren sich durch (kariokinetische) Theilung"; le second, confirmant l'assertion de Mr. Waldeyer, écrit avoir vu

1) Waldeyer, l. c. p. 38.

2) Reinke. *Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.* (*Archiv f. mikrosk. Anatomie,* Bd. 30, p. 197.)

„zahlreichere Mitosen, besonders in dem Epithel der Papille, indem die Neubildung des Haares sich einleitet“. Par conséquent, on peut affirmer que c'est la première fois qu'est fournie la démonstration de la karyokinèse dans les diverses phases du développement du poil et que, ainsi, se trouve établie, d'une manière exacte, sur la base certaine de la présence des mitoses, l'existence de périodes d'activité prolifique dans les cellules épithéliales contenues dans le follicule, même avant l'apparition du germe pileux (période prégerminale, premier rudiment du germe pileux). C'est aussi pour la première fois que la connaissance des différentes zones de kératinisation est utilisée dans l'étude du développement du poil.

Quant à la forme assignée au germe pileux dans l'embryon et dans la mue, elle différerait, en quelques points, de celle qui a été décrite ici. En effet, Ranvier[1]) écrit que, dans la formation du poil embryonnaire, les cellules épithéliales „se multiplient et se disposent en couches superposées; elles forment ainsi, dans le nodule épithélial, une sorte de colonne qui en occupe l'axe et qui représente le premier degré de différenciation du poil futur“. Remy[2]) compare le germe pileux „à une gourde, à long goulot“. D'autres, au contraire, comme Reissner[3]), Kölliker[4]), Goette[5]), Ebner[6]), Unna[7]), Hertwig[8]), assignent aux premières phases de développement du poil, la forme d'un cône. Mais évidemment

---

1) Voir un fragment des leçons de M. Ranvier, reproduit en note dans la traduction de l'ouvrage de M. Kaposi *„Leçons sur les maladies de la peau“* par Besnier et Doyon. Paris, 1881, T. II, p. 178.

2) Rémy. *Recherches histologiques sur l'anatomie normale de la peau de l'homme à ses différents âges.* Paris, 1878.

3) Reissner. *Beiträge zur Kenntniss der Haare des Menschen und der Säugethiere.* Breslau, 1854.

4) Kölliker. *Embryologie.* Traduction faite par Schneider. Paris, 1882, p. 812.

5) Goette. *Zur Morphologie der Haare.* (Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1868, Bd. IV, p. 279.)

6) Ebner. *Mikroskopische Studien über Wachsthum und Wechsel der Haare.* (*Wiener akad. Sitzungsber.*, 1876, Bd. 76, p. 383.)

7) Unna. *Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Haut,* (*in Ziemssen's Handbuch der speciellen Pathologie und Therapie,* Bd. XIV. Erste Hälfte, 1883, p. 52).

8) Hertwig. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere,* 1886, p. 382.

aucune de ces formes ne correspond exactement aux premières phases de développement du poil que l'on vient de décrire.

Par rapport au développement du poil embryonnaire et de mue l'on a admis que les diverses couches de la gaine radiculaire interne apparaissent en même temps. Par conséquent, on peut donc considérer comme tout à fait nouvelle la démonstration donnée ici, relativement à la diversité de temps et de mode de formation des diverses capes de la gaine radiculaire interne.

De même, je n'ai pas trouvé que le mode de formation de la moelle ait jamais été interprété de la manière dont je l'ai exposé.

Il n'est pas, non plus, à ma connaissance qu'on ait encore démontré la non-existence, immédiatement au-dessus du sommet de la papille, d'une matrice spéciale pour la moelle, matrice qui avait déjà été admise par Unna [1]).

Je ne sache pas, davantage, que l'on ait jamais pu suivre, depuis les premières phases de développement du poil jusqu'à son développement complet, la distribution des cellules migratrices pigmentaires, soit dans le tissu conjonctif du follicule, soit dans les diverses parties que celui-ci renferme.

Quant au rapport des granulations pigmentaires avec les cellules propres du poil, je rappellerai que les opinions des divers auteurs sont en désacord à ce sujet. Unna admit, il y a déjà quelques années, que, le plus souvent, le pigment se montre entre les cellules du poil, sans contester, cependant, que, vers le haut, spécialement dans les poils fortement pigmentés, il puisse pénétrer à l'intérieur des cellules [2]); et, cette opinion, il l'a confirmée il n'y a pas longtemps [3]). Waldeyer [4]), au contraire, est d'une opinion tout à fait opposée. Il regarde, en effet, comme établi, que, dans la partie inférieure du poil, là où les cellules sont encore molles, le pigment se trouve à l'intérieur de celles-ci, et que, vers le haut, seulement, à cause des changements auxquels les cellules sont

1) Unna, l. c. p. 63.

2) Unna. *Beiträge zur Histologie und Entwicklung der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde.* (*Archiv f. mikrosk. Anatomie,* 1876, Bd. XII, p. 665.)

3) Unna. *Das Pigment der Haut.* (*Monatshefte für praktische Dermatologie,* Bd. VIII, p. 366.)

4) Waldeyer, l. c. p. 19.

sujettes, le pigment se conserve entre elles. Ensuite Riehl[1]), Ehrmann[2]) et Kölliker[3]) confirmèrent que, au bas du poil, le pigment se trouve entre les cellules, et que, vers le haut, seulement, il pénètre à l'intérieur de celles-ci. Le premier de ces auteurs fait même connaître que cette pénétration du pigment est déjà commencée, dans un bon nombre de cellules du poil, à la hauteur où la couche de Huxley commence à se kératiniser, tandis que le second des auteurs cités admet que cette pénétration a lieu dès le troisième et le quatrième ordre de cellules qui se rencontrent immédiatement au-dessus de la papille. Enfin, selon Mertsching[4]), le pigment aurait constamment son siège dans le protoplasma cellulaire. Evidemment, mes observations, sur ce sujet, faisant connaître que c'est seulement sur des parties déterminées du poil que l'on peut démontrer la présence du pigment entre les cellules, tandis que, sur d'autres parties du même poil, il est impossible de distinguer s'il reste à l'extérieur des cellules ou s'il pénètre dans leur intérieur, elles ne concordent entièrement avec aucune des opinions précitées.

D'après ces mêmes opinions, l'existence des granulations pigmentaires à l'intérieur de la moelle du poil est prouvée de la manière la plus positive, ce que M. Waldeyer[5]) il y a peu d'années encore, ne regardait pas comme sûrement établi.

Quant à la paroi folliculaire et à la papille, elles ne purent jamais, ni dans l'embryon, ni dans le poil de mue, être suivies pas à pas dans leur développement, comme on l'a fait ici. De plus, relativement à la papille, je n'ai trouvé nulle part que l'on fasse mention de la disposition en couches du tissu conjonctif pendant qu'il se forme. Enfin il ne me paraît pas inutile de faire observer aussi que, dans les recherches, ci-dessus exposées, rela-

1) Riehl. *Zur Kenntniss des Pigmentes im menschlichen Haar.* (*Vierteljahrsschr. f. Dermatologie u. Syphilis*, 1884, p. 36.)

2) Ehrmann. *Untersuchungen über die Physiologie und Pathologie des Hautpigmentes.* (*Vierteljahresschr. f. Dermatologie u. Syphilis*, 1886, p. 68.

3) Kölliker. *Ueber die Entstehung des Pigmentes in den Oberhautgebilden.* (*Zeitschrift f. wissenschaftliche Zoologie*, 1886, p. 714.)

4) Mertsching. *Histologische Studien über Keratojalin u. Pigment.* (*Virchow's Archiv f. pathologische Anatomie.* Bd. 116, 1889.)

5) Waldeyer, l. c. p. 19.

tivement à la régénération du poil après l'épilation, on a pu établir, de la manière la plus positive, que la papille nouvelle se développe sur l'ancienne, tandis que, par rapport au poil de mue, bon nombre d'auteurs ont discuté et discutent encore sur la question de savoir si la papille nouvelle se forme, ou non, sur l'ancienne.

Explication des figures.

Pour l'interprétation des coupes longitudinales de follicules représentées dans les planches, il est nécessaire de connaître ce qui suit:

La place des figures karyokinétiques est marquée par de gros points et celle de chaque zone granuleuse par des points plus petits et très serrés. A l'extérieur de la partie inférieure la plus large du collet du poil, la *zona lucida* est indiquée par un espace clair: elle est identiquement indiquée dans les diverses couches de la gaine radiculaire interne. Dans la partie supérieure du collet du poil, la *zona fusca* est marquée par une teinte obscure. Les zones de kératinisation verte, noire et rouge violet sont indiquées par des couleurs correspondantes. La substance corticale de la tige et le pigment ont aussi été reproduits avec une teinte rappelant celle qui leur est propre. Quant aux coupes transversales, elles sont indiquées, dans chaque planche, à la hauteur voulue, le long d'un côté du follicule (représenté en coupe longitudinale) auquel elles appartiennent. L'explication que l'on donne, ici, des coupes longitudinales faisant suffisamment connaître ce que représente chacune des coupes transversales, on a omis l'explication de ces dernières.

Toutes les figures ont un grossissement de 200 diamètres.

Planche XXV.

Fig. 1, 7. Coupes longitudinales de follicules à la période du **premier rudiment du germe pileux.** Ces deux follicules ont été trouvés dans le cuir chevelu, enlevé 58 jours après l'épilation.

Fig. 13, 19, 25. Coupes longitudinales de follicules montrant, à leur intérieur, le **germe pileux dans ses premières phases de développement.** Ces trois follicules ont été trouvés dans le cuir chevelu enlevé 102 jours après l'épilation.

Planche XXVI.

Fig. 1, 7, 13, 19. Coupes longitudinales de follicules montrant, à l'intérieur du germe, **le poil dans ses premières phases de développement.** Les trois premiers de ces follicules ont été trouvés dans le cuir chevelu enlevé 68 jours après l'épilation; le dernier fut trouvé dans celui qui avait été enlevé 102 jours après.

Planche XXVII.

Fig. 1. Coupe longitudinale d'un follicule contenant le germe pileux à son dernier degré de développement. Le poil, que ce germe renferme, présente l'extrémité de **sa tige au degré de précorticalisation.**

Fig. 6. Coupe longitudinale d'un follicule montrant le poil avec la **tige déjà corticalisée,** pendant qu'il sort de la cape de la gaine radiculaire interne.

Fig. 11. Coupe longitudinale d'un follicule renfermant un poil, à l'intérieur duquel on commence à observer la **distribution régulière du pigment.**

Le second de ces follicules, fut trouvé dans le cuir chevelu enlevé 58 jours après la dépilation; le premier et le troisième, dans celui qui avait été enlevé 102 jours après.

Planche XXVIII.

Fig. 1. Coupe longitudinale d'un poil, à l'intérieur duquel la **moelle** commence à se montrer.

Fig. 13. Coupe transversale du poil représenté dans la fig. 1, pratiquée vers le haut de la portion du follicule la plus lente à s'atrophier. Ce poil fut trouvé dans le cuir chevelu enlevé 102 jours après l'épilation.

Die Stinkdrüsen der Forficuliden.

Von

Dr. Julius Vosseler,

Assistent am zoologischen Institut der Universität Tübingen.

Hierzu Tafel XXIX.

Die erste Nachricht darüber, dass der gemeine Ohrwurm (Forficula auricularia L.) einen spezifischen Geruch bezw. Gestank absondere, gibt Léon Dufour in seinen Recherches anatomiques sur les Labidures [1]).

Wenn man den Ohrwurm reize — so theilt Dufour mit — so stosse er durch den Anus „une odeur bien characterisée d'éther sulfurique, mais moins forte que dans les staphylines" aus. Doch fanden sich trotz besonders darauf gerichteter Untersuchungen keine Einrichtungen vor „propres à ces sortes de sécrétion excremencielles". Rud. Gerville [2]) vergleicht den Geruch mit dem der Schwefelsäure und beobachtet, dass er besonders dann auftrete, wenn man das Thier zwischen den Fingern drücke. Die zweite Beobachtung ist jedenfalls die richtigere. Schwerlich dürfte heutzutage Jemanden der beim Quetschen eines Ohrwurms auftretende Gestank an Schwefeläther oder Schwefelsäure erinnern, sondern am ehesten an ein Gemisch von Karbolsäure und Kreosot; wobei allerdings nicht ausgeschlossen ist, dass vor 70—80 Jahren die von den beiden Franzosen angeführten Stoffe noch einen andern Geruch verbreiteten als gegenwärtig.

Die erste und, so viel ich weiss, einzige richtige Bemerkung über die die Riechstoffe bei den Ohrwürmern absondernden Organe enthält eine leider fast ganz dänisch geschriebene Dissertation von Fr. Meinert [3]).

1) Annales des sciences naturelles, Série I, Tome XIII, 1828.

2) Histoire naturelle des Insectes, Orthoptères. Paris 1839.

3) Anatomia forficularum I. Anatomisk Undersögelse af de danske Örentviste. Kjöbenhavn 1863.

Als den Sitz von besonderen Stinkdrüsen bezeichnet Meinert die den Systematikern wohlbekannten „Plicae laterales“ je 2 am zweiten und dritten Hinterleibssegment. Seitenfalten sammt den Stinkdrüsen fehlen nach M.'s Beobachtungen den Larven und Nymphen. Dafür treten bei diesen an den Wurzeln der Zangenzweige grosse Stinkdrüsen auf, welche den erwachsenen Thieren abgehen. Die „Plicae laterales“ — wenigstens das hintere grössere Paar derselben — (nicht aber die Stinkdrüsen) hat schon Posselt[1]) gesehen, verlegt sie jedoch fälschlicher Weise auf das dritte Hinterleibssegment, ein Fehler, welcher sich auch bei Dufour und Meinert noch findet, da von allen drei Gelehrten das erste etwas kleine und versteckt liegende Hinterleibssegment übersehen wurde. Von Posselt's Arbeit scheint Dufour[2]) keine Kenntniss gehabt zu haben, da er sich in einer Anmerkung darüber auslässt, dass von den zahlreichen Forschern, welche die Forficula beschrieben, keiner diesen „tubercule assez saillant, qui s'observe de chaque côté du troisième segment dorsal de l'abdomen près de son bord postérieur“ beobachtet habe. Die Angabe Dufour's, dass die Seitenfalten bei beiden Geschlechtern und in allen Altersstadien der Forficula anzutreffen seien, wird erst durch Meinert in dem oben angeführten Sinne berichtigt. Die Seitenfalten auf dem zweiten (dritten) Segment des Hinterleibs werden zum ersten Male von Fischer[3]) erwähnt, welchem auch schon bekannt war, dass bei dem Genus Labidura Leach meistens beide Paare von Seitenfalten fehlen.

Bei unseren einheimischen 4 Arten von Forficuliden sind alle 4 Seitenfalten entwickelt, gewöhnlich die auf dem vierten Segment grösser als die vorhergehenden. Besonders bei den kleinen hellen Arten macht sie eine dunklere Färbung dem Auge leicht bemerklich. Da wo die nasenartig über die Rückenfläche sich erhebende Seitenfalte am höchsten ist, nämlich am Hinterrande des betreffenden Segments, gewahrt man oft schon mit blossem Auge eine kleine Oeffnung, deren grösster Durchmesser bei Forficula auricularia L. etwa 57 μ beträgt. Die Ränder dieser länglichen Oeff-

1) C. F. Posselt, Tentamina circa anatomiam Forficulae auriculariae L. Dissert. inaug. Jena 1800.

2) l. c.

3) L. H. Fischer, Orthoptera europaea. Lipsiae 1853.

nung decken sich von oben gesehen nicht (Fig. 6 Oe.). Bei allen untersuchten Ohrwürmern waren die Oeffnungen des dritten Segmentes regelmässiger gebaut, als die des vierten (Fig. 7 Oe.), in der Grösse aber nur wenig von diesen verschieden. Beide Paare stehen mit Stinkblasen (Stinkdrüsen, Stinkekjertler Meinert's) in Verbindung, welche unter den Seitenfalten liegen. In diesen Stinkblasen befindet sich der Stinkstoff, eine Art Emulsion von gelblicher bis bräunlicher Farbe, welche durch besondere Vorrichtungen (Muskeln) auf eine Entfernung von 5—10 cm von dem Thiere geschleudert werden kann und zur Abwehr gegen Feinde dient. Man kann die Wirkung dieser Stinkblasen leicht beobachten, wenn man einen erwachsenen gemeinen Ohrwurm, welcher längere Zeit unbehelligt geblieben war und somit keinen Anlass hatte, seine Blasen zu entleeren, mit einem plötzlichen Griff (etwa mit einer Pincette) am Thorax packt und dabei auf die „Plicae" (besonders die des vierten Segmentes) achtet. Man wird dann wahrnehmen, dass zuerst ein feiner Dunst, ähnlich dem, den der kleine Bombardirkäfer von sich gibt, von der Forficula nach hinten und ein wenig nach oben auf die schon angegebene Entfernung gespritzt wird. Diese erste Ladung verbreitet sofort den Karbol-Kreosot-Gestank und scheint farblos zu sein. Quält man das Thier weiter und drückt den Thorax etwa mehr als seiner Konstitution zuträglich ist, zusammen, so kann man — leichter als das erste Mal — verfolgen, wie trübe gelbliche oder bräunliche Tröpfchen gleichzeitig aus den beiden Oeffnungen austreten, daselbst längere Zeit stehen bleiben und sich endlich zwischen den Segmenten verlieren. Wischt man sie mit den Fingern ab, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass auch sie den schon geschilderten, nicht Jedermann angenehmen Geruch verbreiten.

Die „Stinkblasen", wie die Behälter des Stinkstoffes am richtigsten benannt werden, nebst den Organen, welche den der Vertheidigung dienenden Saft erzeugen, erfuhren bisher keine eingehende Bearbeitung. Am leichtesten sind ihrer bedeutenderen Grösse wegen die Stinkblasen des vierten Segmentes zu untersuchen und da sie in ihrem histologischen Bau von denen des dritten Hinterleibssegmentes kaum abweichen, stützen sich die folgenden Beschreibungen in der Hauptsache auf die grossen Blasen des vierten Segmentes bei Forficula auricularia L.

Die Form dieser Blasen lässt sich mit der eines kleinen,

kurzhalsigen, rundbauchigen Fläschchens, öfter noch aber mit einer kleinen, gedrungenen Retorte vergleichen (Fig. 3 Bl.). Der grösste Durchmesser kann in gefülltem Zustande bis zu 1,5 μ, der kleinste unter denselben Umständen 0,75 μ betragen. Der Hinterrand der Blase reicht dann nahezu an den Vorderrand des Segmentes. Der direkt hinter der Oeffnung folgende Hals der Blase (Fig. 2. 7. H) ist gewöhnlich sehr kurz und geht ohne scharfe Grenze in den Hauptraum über. Die die Retortenform bedingende unsymmetrische Ausbuchtung der Blase richtet sich gegen die seitliche Körperwand und erstreckt sich oft noch ein wenig an den Seiten herab (Fig. 2). Eine vollkommen farblose, sehr dünne, vielfach gefältelte und mit kleinen leistenförmigen Verdickungen von unregelmässigem Verlauf versehene chitinöse Haut (Tunica intima Leyd.) bildet die innerste Schichte der Blasenwand, welche durch den Hals sich ziehend an der Ausmündung in die Chitinschichte der Körperoberfläche übergeht. Diese dünne Chitinblase ist von einer dichten Schicht von Zellen, welche den Elementen der Hypodermis entsprechen, überkleidet. Die als Matrix anzusehende Zelllage enthält zwei Formen von Zellen. Die grössere Zahl derselben ist klein, polygonal; ihre Grenzen sind selten deutlich erkennbar, der grösste Durchmesser übersteigt kaum 14 μ, während der von einer blassen Zone[1]) umgebene schwach eirunde Kern etwa 6,5 μ lang ist (Fig. 4 E.). Gewöhnlich nimmt nur der Kern eine Färbung an und zeigt dann eine Anzahl grosser Chromatinkörnchen. Die andere Sorte von Zellen fällt sofort durch ihre ausserordentliche Grösse auf. Ihre Anwesenheit kann unter günstigen Umständen schon mit dem blossen Auge festgestellt werden. Sie liegen unregelmässig zwischen den anderen zerstreut, oft einzeln, oft mehrere in Gruppen oder Reihen beisammen, im Ganzen etwa 200 Stück auf einer Blase (Fig. 3 Dr.). Selten stösst man auf solche Zellen, welche zu 5—6 übereinander gelagert sind und einen über den Umfang der Blase vorstehenden, theilweise in den Fettkörper hineinreichenden Zapfen bilden. Der ganze Bau dieser Riesenzellen lässt ihre drüsige Natur nicht verkennen. Als

1) Leydig, Untersuchungen z. Anat. u. Hist. der Thiere, Bonn 1883, S. 60, bezeichnet dieselbe als „freien Raum um den Kern“ und findet ihn bei Kernen von Muskeln und in den Drüsenzellen der Vasa Malpighi.

dritter bezw. vierter Bestandtheil der Blasenwand, welcher nur schwer nachzuweisen ist, muss noch eine äusserst dünne Tunica propria, vom Blaseninnern aus gerechnet die äusserste Schicht der Wand, angeführt werden. Ihren Bestandtheilen nach stellt die Blase somit eine Einstülpung der Körperdecke vor. Ihr Inhalt — der Stinkstoff — wurde oben von mir als Emulsion bezeichnet und mag an dieser Stelle noch mit einigen Worten abgehandelt werden. In dem wässerigen Bestandtheil des Blaseninhaltes schwimmen — sehr verschieden an Grösse — eine Unmasse durch ihre starke Lichtbrechung ausgezeichnete Fetttröpfchen. Es gelang mir nicht festzustellen, ob durch diese die früher erwähnte Färbung der Masse verursacht werde oder durch die wässerige Flüssigkeit, da in dicker Schichte die massenhaften Fetttröpfchen eine Unterscheidung unter dem Mikroskope unmöglich machten, in dünnen Schichten die Emulsion er gar keine Farbe mehr zeigte. Eine eigenthümliche Reaktion, welche vielleicht zur Erkennung der chemischen Zusammensetzung dienen kann, zeigt der wohl zu den Phenolen gehörige Stinkstoff nach Zusatz von kaustischem Kali. Nach kurzer Einwirkung verursacht dasselbe ein Verschwinden der fetthaltigen Tröpfchen, gleichzeitig nimmt die nun zu einer gleichartigen Masse umgewandelte Emulsion eine prächtige tiefe grünblaue Färbung an, welche — wenigstens unter dem Deckglas — sich lange erhält, so dass nach vier Tagen noch kein Verblassen bemerkbar war. Es gelang mir eine ganz ähnliche nur weniger kräftige Farbe durch Zusatz von kaustischem Kali zu reinem Kreosot oder einem Gemisch von diesem und Karbolsäure zu erzeugen, während Karbolsäure allein auf gleiche Weise behandelt die Farbe nicht änderte.

Die Absonderung des Stinkstoffes erfolgt in den grossen einzelligen Drüsen (Stinkdrüsen), als welches die oben erwähnten grossen Zellen auf der Blase angesehen werden müssen. Diese sind im frischen Zustand meist von etwas gelblicher Farbe und sehr verwickelt gebaut, wie eine ganze Anzahl ähnlicher, von Leydig bei den Arthropoden angetroffener Gebilde, welche später besprochen werden sollen. Der Umriss dieser Drüsen ist sehr unregelmässig, der Hauptsache nach ein Oval darstellend (Fig. 4). Auch die Grössenverhältnisse dieser Zellen und deren Kerne sind sehr verschieden. Selten beträgt die Länge der Zelle über 50 μ, die Breite etwa 28 μ, während der Kern 19 μ und 10 μ, der oder die Kernkörper 10 μ und 6 μ messen. Das

dichtkörnige Protoplasma nimmt nach der Färbung (mit Borax-Karmin) einen sehr dunkeln Ton an. Um den Kern bleibt wieder eine schmale Zone farblos (Fig. 4 fr. R.). Nicht immer liegt die etwas flache Drüsenzelle vollkommen der Chitinhaut der Stinkblase an, sondern überlagert oft eine bis mehrere Hypodermis- (Matrix-) Zellen, von denen dann die Kerne durch den Leib der Drüsenzelle durchschimmern. Am dicksten ist diese an der Stelle, wo der stets excentrisch liegende Kern sich befindet. Dieser ist reich an grossen Chromatinkörnern, von ansehnlicher Grösse und oft nierenförmig. Gewöhnlich trifft man in dem Kern nur ein, seltener zwei Kernkörperchen an, welche die Form des Kernes in kleinerem Maassstabe wiederholen, aber nicht gerade sehr scharf umgrenzt sind. Die Lage des Kernes scheint durch einen erst nach der Färbung deutlich werdenden vacuolenähnlichen Raum (Fig. 4 W Bl.), welcher einen grossen Theil der Zelle erfüllt und nach der Färbung mit Borax-Karmin durch gelblichen Ton sich auszeichnet, bedingt zu sein. Nur ausnahmsweise erlaubt die Dicke der darüber liegenden Plasmaschichte den Inhalt der Vacuole, die nach Leydig's Vorgang als „Wurzelblase“ zu bezeichnen ist, auf seine Beschaffenheit zu untersuchen. Oft sieht man — allerdings undeutlich genug — unregelmässige Striche das Innere der Wurzelblase durchziehen (Fig. 4 Rö.), welche sich auf Zusatz von Kali caust. als Stücke eines mehrfach in der Wurzelblase aufgerollten sehr feinen Fadens erweisen. Nach einer längeren Maceration mit schlechtem Alkohol (30 $^0/_0$) kann dieser bequem dadurch in seiner ganzen Länge zur Ansicht gebracht werden, dass man mit einer Nadel vorsichtig die Drüsen von der Wand der Stinkblase abstreift. Im Innern ist der bis zu 440 μ lange Faden hohl, stellt somit ein äusserst feines (kaum 1 μ dickes) Röhrchen aus Chitin, wie aus seinem Verhalten gegen Reagentien zu entnehmen ist, dar. Es gelang mir nicht, das in der Drüsenzelle, wahrscheinlich an der Wurzelblase befindliche Anfangsstück dieses Röhrchens aufzufinden, da die Wände dieses ohnehin sehr zarten Gebildes sich ganz allmählich der Beobachtung entziehen. Nach dem schon erwähnten mehrfach gewundenen Verlauf tritt das Röhrchen aus der Wurzelblase und Zelle heraus und setzt sich mit der Stinkblase in Verbindung. Bevor dies geschieht, bildet das Röhrchen eine kleine trichterartige Erweiterung (Fig. 5 E.), deren Rand mit der Chitinwand der Stinkblase verschmilzt. In dem Röhrchen

trifft man häufig Oeltröpfchen, welche offenbar von der Drüsenzelle abgesondert sich auf dem Wege von dieser zur Stinkblase befinden. Die den Raum zwischen zwei Oeltröpfchen ausfüllende, weniger stark lichtbrechende Flüssigkeit stellt wohl den wässerigen Bestandtheil des Stinkstoffes dar.

Während bei den erwachsenen Thieren von Chelidura acanthopygia Géné und albipennis Meg. die Blasen des vierten Segmentes absolut und relativ kleiner sind als bei Forficula auricularia und auch die Form derselben mehr an die Stinkblasen des dritten Segmentes bei letzterer Art erinnert und einer langhalsigen Flasche mit rundem Boden gleicht, sind die Drüsen, zwar an der Zahl geringer, doch in der Grösse und im Bau kaum wesentlich von den oben geschilderten verschieden. Der Geruch des Drüsensekretes ist bei den Cheliduren weder so unangenehm, noch so stark wie bei Forficula. Labia minor L. konnte ich nicht auf den Bau der Blasen untersuchen.

Aehnliche einzellige Hautdrüsen wurden schon von Stein[1]) beschrieben. Seine Beobachtungen ergänzte und erweiterte Leydig[2]), welcher die Hautdrüsen der Forficuliden nicht kannte. Neuerdings zählt E. Haase[3]) gelegentlich einer Besprechung der von E. A. Minchin[4]) entdeckten Stinkdrüsen bei Schaben weitere bei Orthopteren vorkommende Stinkdrüsen auf, wobei ebenfalls die der Forficuliden unerwähnt bleiben.

Nach Leydig[5]) trifft man secernirende Zellen, welche jede für sich durch ein längeres oder kürzeres Chitinröhrchen ihr Sekret durch die Körperdecke leiten, im Körper verschiedener Insekten verbreitet. Oft treten die feinen von den Drüsen selbst abgesonderten Röhrchen in wechselnder Anzahl in einen gemeinsamen Ausführungsgang, durch den dann das Sekret an seinen Bestimmungsort gelangt, ein. Diesem Schema entsprechen die Anal- und Genitaldrüsen der Insekten im Allgemeinen. Die Grup-

1) Vergl. Anatomie u. Physiologie der Insekten. Berlin 1847.

2) Zur Anatomie und Histologie der Insekten. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859.

3) Zur Anatomie der Blattiden. Zoolog. Anz. Jahrg. XII, No. 303, S. 169, 1889.

4) Quartern. Journ. Microsc. Science No. 115, Dez. 1888.

5) l. c., siehe auch dessen „Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Insekten". Bonn 1883.

pirung der Drüsen selbst kann eine sehr mannigfache sein. Bei den Analdrüsen von Wasserkäfern (Dyticus, Acilius) umkleiden dieselben in dichter Lage den chitinösen Schlauch (Tunica intima Leyd.). In anderen Fällen (Analdrüsen von Carabus, Speicheldrüsen der Horniss) sind die Drüsenzellen zu rundlichen Haufen vereinigt. Aus jedem derselben kommt ein Ausführungsgang, in den alle Zellen eines Haufens mittelst eines kurzen geraden Röhrchens einmünden. Diese Ausführungsgänge endlich vereinigen sich in ein nach Aussen leitendes Rohr. In unserem Falle geben die Drüsen jede für sich direkt das Sekret in einen zu einer Sammelblase erweiterten und, wie wir noch später sehen werden, willkürlich verschliessbaren Ausführungsgang ab.

Wie schon angedeutet, muss in allen Fällen das aus der Drüse führende Röhrchen als ein Produkt dieser angesehen werden. Leydig sagt, dass sich (bei den einzelligen Drüsen der Insekten) an der „Innenfläche des zum Ausführungsgang ausgewachsenen Stieles der Zelle eine chitinisirte Lage — eine Intima im Kleinen — abgeschieden“ habe. Die „äussere, zarte, enganliegende Haut — die Fortsetzung der Zellmembran“ — ist nur mit Schwierigkeit zu verfolgen. In der Art, wie das Röhrchen in der Zelle seinen Ursprung nimmt, herrscht manche Abwechslung. In der Speicheldrüse von Formica rufa macht es einige Windungen im Protoplasma der Zelle, ehe es diese verlässt. Die plasmatische Umgebung des Röhrchens weicht in diesem Falle nicht im mindesten von dem übrigen Zellinhalte ab. Häufiger ist es indessen, dass der intracelluläre Verlauf des Röhrchens entweder nur im Anfang oder auf der ganzen Strecke, wie bei den Stinkdrüsen der Forficuliden, von einem umgewandelten Plasma oder Zellsafte umgeben ist. Schon Ecker erwähnt in seinen Icones dieses Verhalten. Da dieser, das Röhrchen oder wenigstens dessen Ursprung bergende differenzirte Raum mit einer Blase im Zellinnern verglichen werden kann, wandte Leydig die Bezeichnung „Wurzelblase“ an. Diese soll nach demselben Forscher den grössten Umfang in der Kopfspeicheldrüse von Tabanus bovinus besitzen und dickwandig sein. Bei Forficula ist aber kaum eine besondere Wand nachzuweisen, welche die Wurzelblase gegen das Zellplasma abgrenzt. In den Analdrüsen von Dyticus und Acilius entspringt das Röhrchen in einem vielleicht mit der Wurzelblase identischen kolbigen oder lappigen Körper.

Der Anfang des Röhrchens ist nicht immer einfach, sondern stellt manchmal, wie z. B. in den Giftdrüsen der Horniss, ein verzweigtes Wurzelwerk dar.

Allen angeführten Drüsenzellen scheint das gemeinsam zu sein, dass durch den intracellulären Verlauf des Röhrchens der Kern zur Seite geschoben wird und nahezu an die Zellwand zu liegen kommt.

Am ehesten lassen sich die einzelligen Hautdrüsen der Insekten mit den Nesselzellen der Cnidarier vergleichen. Die Nesselkapsel kann man ganz gut der Wurzelblase gleichstellen und der Nesselfaden dem Chitinröhrchen. Auch hier war Leydig der erste, welcher auf die Aehnlichkeit beider Gebilde hinwies (wobei er auf der einen Seite die „Angelorgane in der Haut der Hydra" im Auge hatte) und zugleich die Gemeinsamkeit des excentrisch gelagerten Kernes betonte.

Sehr auffallend sind die bei der sonstigen weitentwickelten Arbeitstheilung in dem Organismus der Arthropoden fast einzig dastehenden Ansprüche an die qualitative Leistungsfähigkeit einer Zelle. Diese liefert nämlich nicht nur das Chitin zu einem bei Forficula die achtfache Länge der Zelle erreichenden Röhrchen und der Tunica propria, sondern ausserdem (wie es scheint continuirlich) zwei weitere, ebenso unter sich als von Chitin verschiedene Sekrete, ein fettes und wässeriges. Chitin im Innern von Zellen wird wohl nur noch an den feinsten Aesten der Tracheen abgesondert.

Aus der oben angegebenen Entfernung, in die das Sekret der Drüsen aus der Blase gespritzt werden kann, muss man auf einen bedeutenden Druck in der Blase schliessen. Diese selbst besitzt keine Muskeln oder Ansatzstellen für solche. Der nöthige Druck wird vielmehr von einer verwickelten Muskulatur, welche sich in mehreren Schichten über die Unterseite der Blase herspannt, erzeugt. Die Ansatzstellen aller dieser Muskeln befinden sich an der Innenseite des betreffenden Rückensegmentes nicht sehr weit von den Grenzen der Stinkblase entfernt und zwar die meisten am Vorderrand des Segmentes (Fig. 6). Die zwei bedeutendsten Muskellagen (M' u. M'') kreuzen sich annähernd unter einem rechten Winkel und verlaufen in einem solchen von 45° zur Längs- und Querachse des Körpers. Parallel mit letzterer zieht sich eine dritte ebenfalls starke Muskellage (M''') unter den zwei

erstgenannten und wahrscheinlich direkt über der Blase (von unten gesehen gedacht) hinweg. Weniger wichtig, weil nicht sehr regelmässig auftretend, sind wohl noch eine Anzahl kleinerer Muskelfasern und Gruppen von solchen. Diese wurden in der Abbildung nicht besonders bezeichnet. Besondere Bedeutung erlangt ein kleiner Muskel durch die Art seiner Wirkung. Längere Zeit suchte ich vergebens nach einer Vorrichtung, welche verhinderte, dass die Stinkblasen sich bei einer unwillkürlichen Contraktion der Muskeln oder während heftiger Bewegungen des Hinterleibs, durch den Druck der Eingeweide, entleerten. Dies verhindert ein ganz vorne am Hals aller Stinkblasen bei allen drei von mir untersuchten Forficuliden sich ansetzender einzelner Muskel, dessen anderes Ende sich zwischen der übrigen Austreibemuskulatur an der Innenfläche des Rückens anheftet. Stets tritt er in fast gleichem spitzem Winkel von der Seite und etwas von unten her an die dünne Wand des Blasenhalses (Fig. 7 M.). Er ist bei Forficula auricularia 57—60 μ dick und 1,5 mm lang, etwas kürzer bei gleicher Dicke ist er am dritten Segment von Chelidura albipennis, jedoch scheint er sowohl an diesem als auch dem folgenden Segmente desselben Thieres keinerlei Querstreifung wie bei Forficula zu besitzen. Die zahlreichen Kerne dieses Muskels sind in allen Fällen lang gestreckt, der Muskel selbst scheint sehr gedehnt zu sein. Die eigentliche Austreibemuskulatur besitzt, was nebenbei bemerkt werden mag, eine wunderschöne Querstreifung, wie sie kaum irgendwo typischer gefunden werden kann. Die Muskulatur der einen Blase ist von der der andern Seite durch einen muskelfreien Zwischenraum getrennt.

Für gewöhnlich muss sich der Schliessmuskel, da anders eine Wirkung desselben nicht zu erklären wäre, in ausgedehntem Zustande befinden. Hierbei drückt er an seiner Insertion den Hals der Blase zusammen und stülpt gleichzeitig dieses Stück in den sich gegen die Oeffnung zu verengenden Anfangstheil des Blasenhalses hinein, da der Druck des Muskels gegen die Ansatzstelle unter einem sehr spitzen Winkel ausgeübt wird (vergleiche Fig. 7). Bevor der Schliessmuskel sich zusammenzieht und so die Oeffnung für den Austritt des Stinkstoffes freigiebt, scheint die schon durch diesen selbst in der Blase erzeugte Spannung noch durch Contraktion der Austreibemuskeln vermehrt zu werden, und so erklärt sich die plötzliche und heftige, wie

durch Explosivstoffe bewirkte, Ausstossung des Inhaltes der Stinkblase. In seltenen Fällen wird diese vom Thier auf zwei Male vollkommen entleert und füllt sich dann mit Luft an. Das Verhalten des Schliessmuskels, der im normalen Zustand gedehnt ist, steht nicht vereinzelt da. Ich erinnere nur an die Schliessmuskeln der Anodonten und anderer Bivalven. Ausserdem gelang es mir während einer Reihe von später zu veröffentlichenden Untersuchungen bei Spinnen solche gedehnte Muskeln nachzuweisen, an welchen, wie auch in diesem Falle, die Querstreifung undeutlich oder ganz verschwunden war.

Weder an den Drüsen noch dem übrigen Epithelbelag der Blase vermochte ich eine Spur von Nerven zu entdecken, ein Mangel, welcher eine Eigenthümlichkeit der einzelligen Drüsen bei den Hexapoden zu sein scheint und schon Leydig auffiel. „Einstweilen — so spricht dieser sich aus — kennt man (daher) im Körper der Insekten keine Drüsenzellen, welche Nerven aufnehmen.“ Die Austreibemuskeln sind jedoch desto reichlicher von starken leicht verfolgbaren Nervenstämmchen versorgt und zwar, wie aus der stets gleichzeitigen Thätigkeit der Muskelgruppen beider Seiten zu schliessen ist, von einem gemeinsamen Centrum aus. Tracheen treten, wenn auch nur spärlich, an die Blasen, verzweigen sich jedoch ganz wenig.

Von der Richtigkeit der Angaben Meinert's[1]), dass die Seitenfalten und damit die Stinkblasen den Larven und Nymphen der Forficuliden fehlen, konnte ich mich bei Forficula auricularia und Chelidura acanthopygia Géné überzeugen. Aus Mangel an Material musste ich leider darauf verzichten, meine Untersuchungen auf die an den Wurzeln der Zangenzweige nur bei den Jugendstadien unserer Ohrwürmer vorkommenden und von Meinert entdeckten Stinkblasen auszudehnen. Davon, dass die einzelligen Stinkdrüsen nur auf die Blassen beschränkt sind, ist, wie ich im Laufe der Untersuchung oft beobachtete, keine Rede. Selbst auf dem dritten und vierten Segment trifft man unter der Haut des Mittelrückens einzelne genau der gegebenen Beschreibung entsprechende Drüsen, deren jede ihr Sekret direkt nach Aussen ergiesst. Bei einer Larve von Chelidura acanthopygia traten beim Pressen zwischen den Fingern auf den 3 hinter-

1) l. c.

sten Segmenten in ganz unregelmässigen Zwischenräumen kleine Tröpfchen aus der Haut, welche deutlich mit dem blossen Auge sichtbar waren und mit dem Finger abgewischt den schon beschriebenen Geruch erkennen liessen.

Schon Eingangs erwähnte ich, dass bei erwachsenen Thieren stets die vorderen Blasenpaare kleiner als die hinteren seien. In der Form gleichen die Blasen des dritten Segments namentlich bei Chelidura albipennis und acanthopygia einer langhalsigen Flasche, welche bei jener Art 1 mm in der Länge misst. Hiervon kommt etwa die Hälfte auf die eirunde Blase, deren grösste Breite 0,3 mm beträgt. Verhältnissmässig wenige kaum wesentlich von den geschilderten im Bau verschiedene Drüsen sondern das Sekret ab. Dieses ist wohl von derselben Zusammensetzung wie in den Blasen des vierten Segmentes. Meistens enthielten die kleineren vorderen Blasen wenig oder gar keinen Stinkstoff. Die Muskeln derselben entsprechen den oben geschilderten, sind nur weniger entwickelt. Auf den Unterschied der Oeffnungen der beiden Blasenpaare wurde schon früher hingewiesen.

Bei der vierten bei uns einheimischen Art der Forficuliden, Labia minor L., konnte ich aus Mangel an Marterial die Blasen nicht untersuchen. Vorhanden sind sie so sicher als die Plicae und werden sich, wie auch die Drüsen, nicht allzusehr von denen der andern Arten unterscheiden.

Die an den Ufern des Mittelmeeres häufige Labidura riparia Pall. hat kaum eine Andeutung der Seitenfalten.

Anisolabis mauritanica Lucas, deren Heimath Nordafrika ist, besitzt am vierten Segmente eine Seitenfalte, kaum grösser als die des dritten Segmentes bei Forficula auricularia. Noch kleiner ist die Seitenfalte am vierten Segment der auf Teneriffa vorkommenden Anisolabis maxima (Brullé).

Bei den nächsten Verwandten der Ohrwürmer, den Blattiden kommen nach E. Haase[1]) zwischen dem 5. und 6. Hinterleibssegment der Larven und Imagines (von Periplaneta orientalis L.) zwei durch Druck verstülpbare, von Minchin[2]) entdeckte Säck-

1) Zur Anatomie der Blattiden. Zoolog. Anzeiger, Jahrg. XII, No. 303, 1889.

2) Siehe ausserdem dessen: Further observations u. s. w. im Zool. Anz. 326, Jan. 1890, p. 41.

chen vor. In diesen sitzen Haare, die ein wohl öliges Sekret zur Diffundirung passirt. Am siebenten Segment des Hinterleibs von Aphlebia-Männchen beschrieb Krauss[1]) seltsam gebaute, ebenfalls mit Haaren ausgekleidete Drüsen. Aehnlich gebaute ausstülpbare Hautanhänge trifft man nach Gerstäcker[2]) beim ♂ und ♀ der Schabengattung Corydia auf dem ersten und zweiten Hinterleibssegment an. Die Chitinhaut dieser Säcke ist zart und mit feinen Leisten besetzt, darunter liegen die oft zu Ringwülsten zusammentretenden Epitheldrüsenzellen. Nach den Untersuchungen von Brunner v. Wattenwyl[3]) befinden sich am 6.—7. Abdomensegment des erwachsenen Männchens von Phyllodromia germanica Löcher, unter denen kleine Taschen liegen. Der Boden derselben ist mit feinen Poren (Gruppen von 2—9), den Ausführungsgängen einzelliger Hautdrüsen versehen. Auch zwischen den Taschen wurden zerstreute Drüsenporen beobachtet. Sekret ward nie in den Taschen angetroffen.

Es ist leicht möglich, dass das Sekret der Forficuliden nicht allein der Vertheidigung dient, sondern nebenher die für das Thier beim Schlüpfen und bei Nässe sehr wichtige fettige Beschaffenheit der Körperoberfläche verursacht. Sicher ist, dass man den specifischen Ohrwurmgeruch überall da wahrnehmen kann, wo sich die Thiere in Menge aufhalten.

Von der Behauptung dass die Seitenfalten dazu da wären, um die Flügel zu entfalten, hätte A. Finot[4]) allein schon die Betrachtung seiner Tafeln abhalten sollen, wo geflügelte Arten von Forfikeln ohne Plicae und umgekehrt ungeflügelte, welche Seitenfalten besitzen, abgebildet sind.

Es drängt mich am Schluss dieser kleinen Abhandlung dem Orthopterologen Herrn Dr. Hermann Krauss, Arzt in Tübingen, für die Ueberlassung von ausserdeutschen Forfikeln und die Bestimmung der untersuchten Arten, vor allem aber für die reichliche Unterstützung mit schwer zugänglichen einschlägigen Arbeiten aus seiner Privatbibliothek meinen besten Dank abzustatten.

---

1) Zoolog. Anzeiger. No. 347. 1890.

2) Arch. f. Naturgeschichte 1861.

3) Prodromus der europ. Orthopteren. Leipzig 1882.

4) Faune de la France. Insectes Orthoptères thysanures et Orthoptères proprement dits. Paris 1890.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIX.

Fig. 1. Die 2 Paar Seitenfalten (Plica laterales) am Segment III und IV des Hinterleibs einer Forficula auricularia L. in situ. Fl. = Hinterende der Flügel. Vergr. $^2/_1$.

Fig. 2. Stinkblase von der rechten Seite des vierten Hinterleibssegmentes von Forf. auric. nach Wegnahme der Muskeln von unten gesehen. H = Hals. Das Chitin der Körperdecke mit Eau de Javelle entfärbt und desshalb durchsichtig. Vergr. etwa $^8/_1$.

Fig. 3. Linke Stinkblase von Forf. auric. nach Entfernung der Körperdecke von oben gesehen. Bl. = Blase, Dr. = Drüsen (einzellig), M. = Schliessmuskel, Ch. = Rest der chitinösen Körperdecke mit der Blasenöffnung Oe. Vergr. $^{43}/_1$.

Fig. 4. Stück der Blasenwand mit zwei einzelligen Drüsen. K. u. K^1 = Kerne, KK. = Kernkörperchen, fr.R. = freier Raum um den Kern, W.Bl. = Wurzelblase, Rö. = Stücke des darin aufgerollten Chitinröhrchens, F. = Chitinfalten und Leisten in der Wand der Blase, E. = Kerne der Hypodermis-(Matrix-)Zellen. Vgr. $^{305}/_1$.

Fig. 5. Eine einzellige Stinkdrüse nach Maceration in 30 $^0/_0$ Alkohol. Pl. = Plasma, Rö. = Chitinröhrchen, E. = trichterartige Einmündung in die Stinkblase. Vergr. $^{700}/_1$.

Fig. 6. Die hauptsächlichsten Lagen der Austreibemuskulatur M.′, M.″, M.‴ des vierten Hinterleibssegmentes von Chelidura albipennis von unten gesehen. M. = Schliessmuskel, Oe. = Oeffnung der Blase (diese schimmert dunkel durch). Vergr. $^{50}/_1$.

Fig. 7. Hals der Stinkblase (H.) nicht geschlossen und Ausmündung desselben (Oe.) am dritten Segmente der Chelidura albipennis. M. = Schliessmuskel. Vergr. $^{80}/_1$.

Ueber Degeneration am normalen peripheren Nerven.

Von

Paul Teuscher.

Die Histologen haben die Erscheinungen der Nervendegeneration, d. h. des Zerfalles von Nervenfasern in körnige oder schollige Massen, zuerst an den peripheren Endstücken solcher Nerven beobachtet, die in ihrem Verlaufe eine Schädigung, meist eine traumatische Durchtrennung erfahren hatten. Um genaue Angaben über die Vorgänge bei diesem Zerfalle — der sogenannten secundären Degeneration — machen zu können, durchschnitt man absichtlich Nervenbahnen von Thieren, beobachtete Schritt für Schritt die im Laufe der Tage eintretenden Veränderungen und setzte sich so in Besitz von sicheren Thatsachen. Diese zu dem Zwecke angestellten sehr zahlreichen Versuche ergaben, dass nach Excision von Stücken eines Nerven von mehr als 2 cm Länge die periphere Endpartie endgiltig in allen Fasern des Stranges zerfiel. Der Form nach verglich man die Zerfallsproducte meist mit Körnern oder Schollen, das chemische Verhalten veranlasste die Bezeichnung der fettigen Degeneration. Zerschnitt man einfach den Nerven oder quetschte man ihn mittelst straffer Ligatur durch, wie es Leegaard (Deutsch. Archiv f. klin. Medicin. 1880. Band 26. S. 459) gethan hat, so nahm man zwar einen allgemeinen Zerfall des peripheriewärts gelegenen Nervenabschnittes wahr, aber es trat hier kein definitives Zugrundegehen ein, sondern es stellte sich innerhalb eines gewissen Zeitraumes die Leitung in der betroffenen Bahn wieder her; ob dabei eine Heilung per primam zustande gekommen ist oder ein Durchwachsen der alten Bahn mit jungen Nervenfasern, ist eine Frage, die für diese Zeilen ohne Belang ist. — Abgesehen von diesen durch Verletzungen hervorgerufenen Degenerationen, kennt die Pathologie noch andere Bedingungen, welche zum Nervenzerfall führen. Es sind das die Neuritiden, sowohl jene, die als Krank-

heiten sui generis erscheinen und ätiologisch sehr verschieden bedingt sein können, als auch jene sogenannte spontane Neuritis, welche, ohne nachweisbare Ursachen auftretend, oft kachectische Individuen befällt, — eine Thatsache, welche Herr Prof. Vierordt zuerst als bei Tuberculösen häufig beobachtete und beschrieb.

Gegenüber diesen Producten pathologischer Vorgänge am Nerven, soll hier von Degenerationserscheinungen die Rede sein, welche sich im vollkommen gesunden, von äusseren Eingriffen völlig freigebliebenen peripheren Nerven vorfinden, und welche eben darum als physiologisch zu betrachten sind. Es ist das Verdienst Prof. S. Mayer's in Prag, nachdrücklich auf das Vorhandensein dieser normalen Degeneration hingewiesen zu haben; er war nicht der erste, welcher solche degenerirende Fasern im unversehrten peripheren Nerven sah, sondern der erste, der ihr Vorhandensein als einen physiologisch bedingten Zustand erkannte und nachwies. Prof. S. Mayer hat auch ausgesprochen, dass eben durch den von ihm geführten Nachweis, dass es sich bei jenem Faserzerfall um einen physiologischen Vorgang im Leben des Gewebes handelt, jene von Waller angegebene Methode sehr an Werth verliere, welche die secundäre Degeneration zerschnittener Nervenbahnen zur Erkennung ihres Verlaufes besonders im Rückenmark anwendet, weil eben schon vor der durch die Zusammenhangstrennung hervorgerufene Degeneration normaler Weise sich degenerirte Fasern in den Nervenbahnen finden und somit nach eingetretener secundärer Degeneration es unmöglich ist, auseinander zu halten, welche Fasern auf Rechnung des einen oder des anderen Zerfallsvorganges zu setzen sind. Die Ausführungen Mayer's, welche die Anwesenheit jener Fasern betreffen, sind nicht ohne Angriffe geblieben, und in seiner Schrift „Ueber Vorgänge der Degeneration und Regeneration im unversehrten peripheren Nerven, Prag 1881“ zieht er darum eine Anzahl von Autoren heran, deren Aussagen über eigene Beobachtungen die seinen stützen. — So führt er Stellen aus H. Stannius' „Beobachtungen über Verjüngungsvorgänge im thierischen Organismus“ an, des Inhaltes, dass im Sympathicus der Batrachier atrophirende Theile neben ganz untergegangenen vorkommen, und dass Cutisnerven in geschwungenen Längsstreifen angehäufte formlose Massen zeigten und zerfielen. Bei der Kröte fand Stannius an einigen motorischen und den meisten sensiblen Nerven einzelne in Detritus

zerfallende Primitivröhren; ähnliche Vorgänge beobachtete er an Hecht und Lachs. Nach Schiff und Luschka schrieb Prof. S. Mayer selbst „Zur Lehre von der Structur der Spinalganglien und der peripherischen Nerven“, 1873, und „Die peripherischen Nervenzellen und das sympathische Nervensystem“ — Abhandlungen, die mir leider nicht zugänglich waren; später schilderte Prof. Kuhnt in der Abhandlung „Ueber die markhaltige periphere Nervenfaser“ im Archiv für mikroskopische Anatomie Bilder von ausgesprochenem Nervenfaserzerfall.

Prof. S. Mayer hat über diesen Gegenstand ausser den zwei obengenannten Schriften noch vier weitere veröffentlicht, nämlich „Ueber Degenerations- und Regenerationsvorgänge im normalen peripheren Nerven“, Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien 1878,, dann „Nachträgliche Bemerkungen zu dieser Abhandlung“, Präger med. Wochenschrift 1878; „Ueber Degenerations- und Regenerationsvorgänge im unversehrten peripherischen Nerven“, Anzeiger der k. Akademie der Wissenschaften zu Wien 1879, und schliesslich jene schon oben herangezogene Schrift, der die Angabe der Autoren entnommen ist, „Ueber Vorgänge der Regeneration und Degeneration im unversehrten peripherischen Nervensystem“ in der Zeitschr. f. Heilk. 1881.

Die letztgenannte Arbeit fasst die Ergebnisse aller früher veröffentlichten Forschungen zusammen und kann somit für die anderen eintreten, und so ist auch in diesen Zeilen, wenn nicht besonders hervorgehoben, auf sie zurückgegangen worden.

Prof. Mayer hat von 24 Thierspecies und dem Menschen an den verschiedensten Körperstellen Nerven entnommen und dieselben theils frisch, theils nach Osmiumsäurebehandlung zerzupft und mikroskopirt. Er fand bei allen mehr oder weniger zahlreiche degenerirende Nervenfasern vor, und zwar nimmt er an, dass beim Zerfalle zwei Körper entständen, ein protoplasmatischer und ein fettartiger, und dass aus dem ersteren nach einer „freien Kernbildung“ junge Nervenfasern in der mit Zerfallsproducten mehr oder weniger erfüllten „Umhüllungsgarnitur“ der alten Schwannschen Scheide sich bildeten, während der fettartige resorbirt würde. Die zur Untersuchung verwendeten Thiere wurden eigens zu dem Zwecke getödtet, die Menschennerven stammten aus amputirten Gliedern von ganz gesunden Leuten und waren, als sie zur Untersuchung kamen, so frisch, dass sich durch Reize Con-

tractionen in den zugehörigen Muskeln auslösen liessen. Er wendete seine Aufmerksamkeit den Kernen der Schwann'schen Scheide, der Markscheide und dem Axencylinder zu, und beobachtete hauptsächlich an den beiden letzteren Veränderungen, und zwar glaubte er aus der ununterbrochenen Reihe von Bildern, die sich dem Beobachter darbieten, vier als genügend charakterisirt hervorheben zu können, um sie als Stadien des Zerfalls aufzustellen. Der Fortschritt im Zerfall des Inhaltes und die Menge der noch vorhandenen Zerfallsproducte in der Schwann'schen Scheide ist bei diesen Stadien das Maassgebende.

Im ersten Stadium ist noch die Schwann'sche Scheide ganz gefüllt mit gleichartigem, aber abnormen Inhalt.

Im zweiten Stadium begegnet man Partien, welche nach Form und Inhalt dem ersten gleichen, aber daneben solchen, bei denen durch Schwinden des veränderten Inhaltes die Schwann-sche Scheide streckenweise collabirt ist.

Im dritten Stadium sind die Veränderungen nur quantitativ, nicht qualitativ verschieden vom zweiten.

Im vierten erkennt man nur schwer noch zerstreute spärliche Reste des abnormen Inhaltes, der in den ersten Stadien vorherrschte.

Es werden sodann die Erscheinungsformen der einzelnen Stadien näher dargestellt, und dabei greift der Verfasser auf eine Eintheilung zurück, die er in der Schrift „Ueber De- und Regenerationsvorgänge im normalen peripherischen Nerven" vorgenommen hatte, wo er nur drei Formen unterscheidet; er fasst nämlich nun Stadium II und III in eine Gruppe zusammen. Den weiteren Inhalt der sehr gehaltreichen Schrift näher darzulegen, würde zu weit führen. H. Eichhorst in seinem Aufsatze über „Nervende- und Regeneration" (Eulenburg's Real-Encycl. d. ges. Heilk.) unterscheidet nur zwei Typen, den der Markgerinnung und den des Markzerfalls. Jedoch wird wohl überhaupt nichts durch Aufstellung von Typen gewonnen, denn meistens sind an derselben Nervenfibrille nicht nur mehr oder weniger alle oben beschriebenen Formen gleichzeitig zu beobachten, sondern eine jede kann eine so ungemeine Reichhaltigkeit der Erscheinungen darbieten, dass sich jede Zahl für aufgestellte Charaktere vertheidigen lässt. — Schliesslich muss ich noch einer Veröffentlichung Dr. Oppenheim's im neurologischen Centralblatt 1888 (Jahrgang V, Nr. 11) gedenken, welcher zusammen mit Siemerling, um sich normale Vergleichsobjecte für die Unter-

suchung von peripheren Nerven bei Tabikern zu verschaffen, die verschiedensten Nerven von einer Anzahl Obducirter, die an Tuberkulose, Carcinomkachexie, senilem Marasmus mit Arteriosklerose, an Inanition, septischen Processen und Infectionskrankheiten zu Grunde gegangen waren, nach der Weigert'schen Methode färbte oder nach Osmiumsäurebehandlung als Zupfpräparate der mikroskopischen Untersuchung unterwarf. Die beiden Forscher beobachteten:

„Dass sich zwischen den markhaltigen Fasern von normaler Beschaffenheit Gruppen von Fasern finden, die ihr Nervenmark mehr oder weniger eingebüsst haben, und deren Axencylinder atrophisch oder ganz geschwunden ist, so dass schliesslich nur die leere Schwann'sche Scheide restirt." — „Auf mit Carmin behandelten Querschnitten markirt dies sich so, dass zwischen den quer getroffenen Nervenfasern mit gut erhaltenem Marke und deutlich sichtbarem Axencylinder mehr oder weniger ausgedehnte Flecken hervortreten, die bei schwacher Vergrösserung diffus roth gefärbt erscheinen, während die genauere Untersuchung lehrt, dass hier dicht gedrängt kleine Röhren neben einander liegen, die kein gelbes Mark mehr enthalten und nur zum geringen Theil noch mit einem als roth gefärbtes punktförmiges Gebilde erscheinendem Axencylinder versehen sind." — Und weiter: „Die geringeren Grade dieser Degeneration finden sich unter den verschiedensten Bedingungen und bei Vorgängen, die gar nicht vom Nervensystem ausgehen, sondern auf dem Wege der Infection, Inanition, der Erschöpfung, des Marasmus den gesammten Organismus schädigen." — „Die höchsten Grade der Nervendegeneration wurden in diesen, nicht zur Tabes gehörenden Fällen nur dort gefunden, wo auch intra vitam die ausgesprochenen Symtome der „multiplen Neuritis" vorgelegen hatten." — Diese höchst interessanten Arbeiten bringen immer wieder die Bestätigung der Behauptung, dass im unversehrten peripheren Nerven degenerirende Fasern vorkommen; allein die Fragen nach ihrer Bedeutung, welche der erwähnte Befund anregt, werden nicht oder mit Vermuthungen beantwortet.

Wie oben gezeigt, muss man annehmen, dass der Zerfall nicht durch irgend welche schädigende Momente verursacht, sondern als Vorgang im Leben des Gewebes zu betrachten ist, ein Vorgang, der sich nach aussen hin durch Symptome nicht verräth, oder dessen Erscheinungen man auf seine Ursachen zurückzuführen noch nicht gelernt hat. Wenn der Zerfall wirklich

Symptome macht, so brauchen es darum noch nicht solche zu sein, die der Neuritis zukommen, obgleich man mikroskopisch eine durch Neuritis zerstörte und eine degenerirende Faser im gesunden peripheren Nerven nicht unterscheiden kann. Im Nervenbündel verräth sich die Neuritis, auch die sogenannte spontane, schnell durch die überwiegende Menge abgestorbener gegenüber den noch leistungsfähigen Fasern; aber auch im normalen, das heisst gesunden, nicht nachweisbar geschädigten Nervenstrange, können Zahlen erreicht werden, welche die Frage nahe legen, wie es möglich war, dass bei solch massenhafter Zerstörung Ausfallserscheinungen sich nicht geltend gemacht haben. — Man darf vielleicht daran denken, dass ja für gewisse Muskelgebiete eine doppelte Innervation nachgewiesen, für andere sehr wahrscheinlich gemacht ist, so dass man annehmen könnte, dass bei Zerfall der einen Bahn die andere vicariire oder andererseits, dass verwandte Qualitäten des Empfindungs- und Willensapparates für einander eintreten. — Die Zahl von degenerirenden Fasern im normalen Nerven ist, wie angedeutet, in den einzelnen zur Untersuchung kommenden Fällen nicht nur keine konstante, sondern sie wechselt zwischen merkwürdig weiten Grenzen, ein Umstand, der zu dem Gedanken führen kann, da bekanntlich Schädigungen in den animalen und vegetativen Vorgängen eines Organismus zu ausgedehntem Eiweisszerfall führen können, diese Schwankungen auf solche Veränderungen im Stoffwechsel des untersuchten Individuums zu beziehen und somit anzunehmen, dass je schwerer ein Mensch in seinen Lebensfunctionen gestört sei, desto grösser auch der Zerfall in seinen normal functionirenden peripheren Nerven sein müsse, oder mit anderen Worten, dass allgemeine Körperkachexie, wie die anderen Organe, so auch das periphere Nervensystem in gleicher Ausdehnung in Mitleidenschaft ziehe. Es wäre also dasjenige, was oben als normale Degeneration bezeichnet wurde, im Wesentlichen nichts als der Ausdruck erduldeter Schädigungen im Eiweissbesitzstande eines Individuums, deren direktes Bild sich in der Menge der degenerirenden Fasern in einem Nervenstrange böte. Diese Annahme, die so viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, ist, wie aus dem Folgenden hervorgeht, sicher nicht richtig. Es stützte dieselbe die Thatsache, dass es früher fast unmöglich war, sichere Angaben über die Menge von degenerirenden Fasern in einem gegebenen Nervenstrang zu ma-

chen, weil die bisher fast allein geübte Methode, durch Zerzupfen die Struktur der Nerven zu studiren, einmal bei einem einigermaassen dicken Nervenstamm zu keinem Ende führte, und zweitens ein Zählen dabei wegen des wirren Durcheinanderlaufens der Fasern erst recht nicht anging. — Gegenüber diesem alten, aber der Feinheit der Objekte wenig entsprechenden Verfahren, welches ausser Dr. Oppenheim alle diejenigen angewandt haben, deren Schriften ich oben angeführt habe, bedeutet das Bekanntwerden der etwas umständlichen Weigert'schen Methode, Nerven zu färben, einen grossen Fortschritt, doch wird auch von ihr noch nicht das geleistet, was eine in der Neuzeit angegebene Art und Weise der Nervenbehandlung bietet, die sich vorzüglich da bewährt, wo es sich darum handelt, erkrankte Bahnen, welche zwischen gesunden liegen, in situ zu erkennen. Diese von den Italienern Marchi und Algeri in Rivista sperimentale di freniatria e di med. legale 1887. XII. 3 mitgetheilte Methode hat die beiden grossen Vorzüge: die Nervenpräparate zu fixiren und die für uns hier wichtigen Bestandtheile — die degenerirenden Fasern — allein zu färben und zwar so zu färben, dass ein Verwechseln mit irgend einem anderen Gewebetheile gar nicht möglich ist. Zudem ist die sogenannte Marchi'sche Methode noch durch grosse Einfachheit ausgezeichnet, wodurch der weitere Vortheil erwächst, dass Misshandlung des so feinen Materiales viel weniger möglich ist als früher.

Derjenige, der diese italienische Methode in Deutschland einführte, war Dr. J. Singer, der sie mit Dr. F. Münzer bei Untersuchungen des Faserverlaufes im Chiasma nervi optici erprobte und in einer Abhandlung, betitelt: Beiträge zur Kenntniss der Sehnervenkreuzung (aus dem physiologischen Institut der k. k. deutschen Universität zu Prag, Wien 1888) mittheilte.

Es heisst da: „Diese von V. Marchi angegebene Methode wurde im Jahre 1887 von ihm und Algeri bei der Untersuchung der secundären Degeneration im Hunderückenmark verwendet und sollte die merkwürdige und unschätzbare Eigenschaft besitzen, nur die Markscheide der degenerirenden Fasern beziehungsweise die Zerfallsprodukte intensiv schwarz zu färben, während die Markscheide der normalen Nerven blos einen grauen Farbenton zeigen soll." — „Die mit der genannten Methode zu untersuchenden Objecte werden folgendermaassen behandelt: das betreffende Organ wird im Ganzen in Müller'scher Flüssigkeit durch

8 Tage gehärtet; hierauf werden möglichst kleine Stückchen davon direct (ohne vorher auszuwaschen) in ein Gemisch von Müller-scher Flüssigkeit und 1 %iger Osmiumsäurelösung im Verhältniss 2 : 1 gebracht und daselbst 5 bis 8 Tage gelassen, worauf sie zur Untersuchung bereit sind. Wir haben die Objecte gewöhnlich ausgewässert, dann in Alkohol gehärtet, in Celloïdin gebettet und nach dem gewöhnlichen Aufhellungsverfahren in Canadabalsam eingeschlossen. — Die Methode hat, wie man sieht, neben anderen Vortheilen den, dass die Objecte viel früher als sonst schnittfähig werden und keiner nachherigen Tinction benöthigen. Wir haben den Angaben Marchi's und Algeri's nur zwei technische Details hinzuzufügen, dass auch die längere Zeit — bis zu 3 Monaten — in Müller'scher Flüssigkeit gebliebenen Objecte sich zur Behandlung mit dem Reagens eignen; zweitens, dass der zum Einschluss verwendete Canadabalsam nicht in Chloroform gelöst sein darf, da sonst die schwarze Färbung der degenerirenden Markscheiden mit der Zeit an Intensität verliert. Am besten bewährte sich der Einschluss in erwärmten Canadabalsam ohne Zusatz eines Lösungsmittels." — Das Fett schwärzt sich im Präparat wie bei gewöhnlicher Osmiumsäurebehandlung. „Es hat also durch die vorhergegangene kurze Chrombeize die normale Markscheide die Eigenschaft verloren, in einer Mischung von der angegebenen Concentration (denn bei einfacher 1 %iger Osmiumsäurelösung gelingt die Schwärzung auch an den in Chromsalzen gehärteten Präparaten bekanntlich leicht) die Osmiumsäure zu reduciren, während das freie Fett dieselbe noch besitzt."

Diese Methode bietet somit ein ausgezeichnetes Mittel, zerfallende Nervenfasern im Verlaufe einer Bahn zu beobachten, da sie die Möglichkeit gibt, feste Schnittreihen von grösster Feinheit dauernd zu bewahren und an diesen durch directe Zählung die Anzahl der in einem Nervenstamm vorhandenen degenerirenden Fasern festzustellen. Kann man dies nun, so bedarf es nur der genauen Untersuchung von einer genügenden Anzahl von Nerven nach verschiedenen Krankheiten Obducirter, die aber sicher im Leben keine neuritischen Symptome gezeigt haben, um die oben angedeuteten Fragen über das Vorhandensein von degenerirenden Fasern und das numerische Verhältniss derselben bei Kachexie bewirkenden Krankheiten zu beantworten. — Herr Prof. O. Vierordt hat mich zu dieser Arbeit veranlasst und ihm verdanke ich neben der Anre-

gung eine Fülle von Unterstützungen bei Ausführung derselben. Es sei mir erlaubt, hier ihm, sowie den Herrn Geh. Hofr. W. Müller und Prof. Riedel für das Nervenmaterial und ebenso dem Leiter der med. Klinik, Herrn Prof. Rossbach, für den Einblick in die Krankengeschichten die Versicherung tiefster Dankbarkeit auszusprechen.

Die Nerven, welche ich aus dem pathologischen Institut erhielt, waren stets die gleichen: N. cruralis, radialis und genitocruralis. Von den Nervenstücken wurde oben und unten je ein 5 mm langes Stückchen abgeschnitten, weil an diesen Stellen leicht Artefacte sich hätten geltend machen können. Sodann wurden je 2 Stücke geschnitten, die einen 5 mm lang zu Längsschnitten, die anderen 2—3 mm zu Querschnitten bestimmt. Um der Marchi'schen Lösung das Eindringen in die Nervenbündel zu ermöglichen, wurden die oft sehr starken Crurales in 2 Hälften gespalten, indem das Stück zwischen Daumen und Zeigefinger der linken Hand gehalten wurde und mit schärfstem Rasirmesser ohne den geringsten Druck längs heruntergezogen wurde, bis das Stück getrennt war. Dabei zeigte sich ein auffallender Unterschied, denn einmal liess sich der Cruralis leicht schneiden, wie Hollundermark etwa, ein ander Mal war er weich und glatt wie Schleim. Leichenveränderungen können dabei nicht wohl im Spiele sein, denn erstens sind ausser 2 Fällen, bei denen die Leichen über 30 Stunden alt waren, die Nerven bald nach dem Verscheiden entnommen, und zweitens sind es hauptsächlich die kühleren Monate September bis Januar, in welchen ich Material erhielt. (Zwei Fälle vom 24. und 27. 8. 89 sind mir ganz frisch zugegangen.)

Das Hauptaugenmerk war, wie schon angedeutet, auf die Untersuchung solcher Verstorbenen gerichtet, die kachektisch zu Grunde gegangen waren: an chronischer Tuberkulose der Lungen und an Carcinose; dazu kommen noch zwei Fälle von Dementia paralytica, weil nach der Seite der histologischen Veränderungen hin das periphere Nervensystem bei dieser Krankheit noch wenig oder gar nicht untersucht worden ist; ferner ein Fall von Nephritis chronica, einer von Dyssenterie und Pachymeningitis und zwei von Caries genu, welche zur Amputation geführt haben und von denen die Nerven mir von der chirurgischen Klinik zur Verfügung gestellt wurden. Als Vergleichsobjecte dienten die Nerven aus dem linken Unterarm eines wegen komplicirter Gelenkfractur amputirten Arbeiters, welche ich ganz frisch ebendaher bekam, und

die Nerven eines gesunden Neugeborenen, der 3 Stunden nach der Geburt an einem Trauma gestorben war.

Ehe ich nun zur eigentlichen Darstellung meiner Befunde komme, möchte ich darauf hinweisen, dass ich mir nicht verhehle, dass meine Angaben kein Recht auf den Namen einer Statistik haben. Die Zahl derselben ist nicht gross genug, um die Aufstellung maassgebender procentualer Berechnungen zu erlauben; auch haben sie Mängel, deren Grund in Verhältnissen liegt, welche einerseits mehr äusserer Natur sind, andrerseits durch die Art des Materials selbst herbeigeführt wurden. Zunächst hat im Verlauf der Arbeit, die früher eine viel weitergehende Fragestellung hatte, sich letztere darauf beschränkt, an Serienschnitten nachzuweisen, wie viel degenerirende Fasern in einem peripheren Nerven sich vorfinden, um dadurch die Handhabe zu einer exacten Beantwortung der Frage zu liefern: Erhöht allgemeine Körperkachexie den Bestand an degenerirenden Fasern im unversehrten, normal functionirenden Nerven und sind die vorhandenen degenerirenden Fasern vielleicht nichts weiter, als die Residuen überstandener Schädigungen des Organismus durch Krankheiten etc. Hierbei ist es selbstverständlich nöthig, dass man womöglich jeden Schnitt einer Serie besitzt; diese Forderung war nach der früheren Fragestellung nicht so streng, und etwaige Lücken sind zum Theil auf diese Aenderung zurückzuführen, zum Theil liess sich eine absolute Vollständigkeit der Serien aus mechanischen Gründen nicht erreichen, besonders da die Osmiumsäure nicht immer die Präparate durchfärbte, obgleich alle in ganz gleicher Weise behandelt wurden. Sodann sollten sämmtliche Nervenstücke, die zur Untersuchung kommen, ganz genau denselben Körperstellen entnommen sein, so dass sie im Leben unter möglichst gleichen Bedingungen gestanden hätten. Von meinen 18 Fällen erfüllen nur 15 diese Forderung, und schliesslich erscheint es wünschenswerth, dass nur Nerven von gleichaltrigen Personen betrachtet werden, und es wäre wohl auch im Interesse der Statistik nöthig, die Geschlechter getrennt zu untersuchen. Nach Procenten lassen sich die Ergebnisse darum nicht berechnen, weil die Zahl der degenerirenden Fasern in den einzelnen Schnitten derselben Serie sehr schwankt, nämlich zwischen 0 und 12.

Was nun das Auszählen angeht, so bietet das insofern Schwierigkeiten, als auch die grössten Forscher auf dem Gebiete der Degeneration sich noch nicht haben einigen können, was

schon und was noch als degenerirende Faser zu bezeichnen ist. Leegaard sagt in seiner Abhandlung über Entartungsreaction im Deutschen Archiv für klinische Medicin, Band 26: „Wenn man die ziemlich grosse Literatur, die über Degeneration und Regeneration der Nervenfasern aufgeblüht ist, durchliest, findet man nur wenige Punkte, worin alle Untersucher einig sind, die meisten Fragen sind von den verschiedenen Forschern in verschiedener Weise beantwortet worden, und man darf gewiss sagen, dass trotz all der Zeit und all der Mühe, welche angewendet worden ist, um die Entwicklung dieser Prozesse zu erforschen, die Sache noch weit von der schliesslichen Lösung entfernt ist." — „Nach dem Studium der Literatur, die sehr viele genaue und detaillirte Arbeiten enthält, erscheint es beinahe hoffnungslos, sich in diesen komplicirten Verhältnissen zurecht zu finden." — Ich habe mich an die Anweisung Dr. Oppenheim's gehalten, des Sinnes, dass man, um sich vor Fehlern zu wahren, nur die allerausgesprochensten Fälle beachten solle, und ich habe darum nur Fasern gezählt, die den Bildern entsprachen, die Dr. Singer in der oben herangezogenen Schrift: Beiträge zur Kenntniss der Sehnervenkreuzung (Wien 1888) beschreibt. Er sagt so: „Untersucht man einen normalen peripheren Nerven nach Behandlung mit Marchi'schem Reagens auf seinen Längs- und Querschnitten, so wie insbesondere an Zupfpräparaten, so sieht man die Markscheide selbstverständlich vollkommen normal gestaltet und von blass-bräunlicher, bisweilen ins Olivbraune spielender Farbe. Niemals erinnert die Färbung der Markscheide auch nur annähernd an die tiefschwarze Färbung bei directer Behandlung mit Osmiumsäurelösung." — „Fassen wir die Ergebnisse unserer experimentellen Vorprüfung der Marchi'schen Methode zusammen, so ergibt sich als wichtigstes Resultat, dass in der That gewisse Bestandtheile der in Degeneration begriffenen Markscheide bei der beschriebenen Behandlung tiefe Schwärzung erkennen lassen, während die normale Markscheide hellbräunlich gefärbt erscheint."

Die degenerirenden Fasern also sind es nach dieser Methode allein, welche sich schwärzen, die normalen bleiben hell oder dunkler olivbraun; die Schwärzung der degenerirenden führt Prof. S. Mayer („Ueber Vorgänge der Regeneration und Degeneration im unversehrten peripherinen Nervensystem" in der Zeit-

schrift für Heilkunde 1881) darauf zurück, dass jener beim Zerfall neben einem albuminoiden, der Resorption verfallenden entstehende fettartige Körper sich der Osmiumsäure gegenüber wie ein Fett verhält. — Die beschriebenen Farbenunterschiede lassen eine in scholligem Zerfall begriffene Faser sofort erkennen, aber sie ermöglichen auch noch andere Grade der Degeneration zu unterscheiden und bringen noch andere Befunde zur Anschauung, die ich ebenfalls hier beschreiben möchte.

Wenn man einen Längsschnitt betrachtet, so sieht man auf hellolivfarbenem Grunde zahlreiche dunkelbraune Fasern ziehen, deren Bau nichts Abnormes zeigt, ihre Zahl ist sehr wechselnd und kann die der hellen übertreffen — manche Präparate zeigen fast nur derartige dunkelolivbraune Fasern; ob sie etwas mit der Degeneration zu thun haben, ist nicht klar, vielleicht sind es sehr alte Fasern, deren Myelin fettartig geworden ist, die aber sonst vollständig intact sind. Dafür könnte das Vorkommen anderer ebenso gefärbter sprechen, die deutliche Rosenkranzformen bilden, man sieht daneben ganz entsprechende Figuren, die wasserhelles, durchsichtiges Protoplasma zeigen. Auf dem Querschnitt bieten die dunkleren Farben dunkel geringelte Markscheiden mit hellem Axencylindermittelpunkt. — Die Rosenkranzformen gehen oft direkt über in solche, bei denen eine Reihe kürzerer oder längerer Cylinder mit abgestumpften Enden hintereinander liegen. Die Räume zwischen diesen sind mit dünnen Schnitten durchsichtig oder auch mit trübem, feinkörnigem Inhalt erfüllt. Diese Formen führen unmittelbar zu den unzweideutig zerfallenen, die jene von Dr. Singer beschriebene Schwärzung zeigen. — Eine so eingeschmolzene Faser kann das ganze Präparat durchziehen oder von einem gesunden Anfange ausgehend und alle eben beschriebenen Formen, die wir als Uebergänge betrachten wollen, beobachten lassend nur durch einen Theil des Gesichtsfeldes verlaufen. Es folgen dann oft auf die cylindrischen Stücke kürzere kolbige Formen, welche schon einen Unterschied in der Schwärzung zeigen, dann rundliche Gebilde mit hellerem Hofe und schliesslich unregelmässig gestaltete grosse und kleine Schollen und kugelige Tropfen und Tröpfchen, welche in Bezug auf die Schwärze sich von dem Fett im Bindegewebe nicht unterscheiden. Alle diese Veränderungen betreffen die Markscheide und den Axencylinder allein, die Schwann-sche Scheide bleibt erhalten, sie birgt auch noch die letzten Reste

einer in Zerfall gerathenen Faser. Der Axencylinder scheint eine gewisse Dauerhaftigkeit zu besitzen, denn mitunter kann man ihn noch durch die Ballen von Markresten wahrnehmen. Eine Thatsache, die vielleicht zu der Ansicht Veranlassung gegeben hat, als handle es sich hier um junge, neugebildete Nervenfasern, die in die Scheide einer alten hineinwachsen. Neben diesen häufigeren Bildern bieten sich auch solche dar, die durch ihr selteneres Auftreten Interesse hervorrufen. So sieht man da, wo der Kern der Schwann'schen Scheide diese in das Lumen der Faser einbuchtet, längsgerichtet eine ganze Reihe feiner, intensiv schwarzer Körnchen, die symmetrisch angeordnet so dem Kern anliegen, dass dieser als der grösste in der Mitte liegt und am weitesten nach aussen die kleinsten Körnchen lagern, doch habe ich über drei beiderseits vom Kern nicht beobachten können. Der Kern selbst kann wohl als solcher nicht schwarz werden, weil er dann in Fett oder einen dem Fett nahestehenden Körper verwandelt sein müsste, eine Annahme, wofür ich keinen Beweis erbringen kann; es wäre aber denkbar, dass er seine Schwärzung aufgenommenem Fette verdankte. Ob jene Körnchen Kerne sind, die durch Theilung des ursprünglichen entstanden und nach Fettaufnahme in derselben Weise zur Schwärzung gekommen sind, wage ich nicht zu entscheiden; auch für den Gedanken, dass etwa von hier aus der Prozess des Zerfalles seinen Ausgang nehme, habe ich durch direkte Beobachtung ausser diesen Körnerreihen weiter keinen Anhalt gewonnen, kann jedoch auch nicht die Möglichkeit leugnen, dass es sich in der angegebenen Weise verhält. Einige Wahrscheinlichkeit ist immerhin für diese Annahme da, denn, da man keine andere Stelle mit mehr Recht anschuldigen kann, der Ausgangspunkt des Zerfalles zu sein, und man an diesem wichtigen Gebilde eine Veränderung, deren Wesen man allerdings noch nicht kennt, wahrnimmt, so ist es vielleicht erlaubt, eine derartige Vermuthung vorzubringen. Wohl lagen mitunter vom Kern aus noch ausser den Körnerreihen unregelmässig gestaltete Schollen und Blättchen der Schwann'schen Scheide auf, aber ich vermochte nie zu konstastiren, dass sie in das Innere der Markscheide eindrangen oder von ihnen ausgehend Zerfallserscheinungen in der Faser anzutreffen gewesen und eine Umwandlung der Markscheide hervorgerufen wäre. Zu den seltenen Erscheinungen gehörte auch ein grosses Gebilde, welches als dunkler Fleck in hellerem Hofe erschien

und einem Kern glich, an einer Seite einer Ranvier'schen Einschnürung; besonders deutlich war das Bild, wenn die biconische Anschwellung recht gut ausgesprochen war. Ausser den oben beschriebenen Körnerreihen boten besonders die Schnitte, die von Tuberculösen herstammten, eine feine allgemeine Tüpfelung mit kleinen kohlschwarzen Tröpfchen, wahrscheinlich Fetttröpfchen, dar, die überall zwischen den Fasern angetroffen wurden und deren Lagerung nichts Charakteristisches aufweist. Sie liegen sowohl an, wie auf den Schwann'schen Scheiden und lassen keine Beziehungen zu den Kernen der Schwann'schen Scheiden erkennen. Auch innerhalb der einzelnen Fälle ist der Grad der Tüpfelung ein sehr verschiedener. In den Lymphbahnen findet man die Tröpfchen auch und zwar in derselben Grösse, wie sie innerhalb der Fasern beobachtet werden, wie auch zu grösseren Fettkügelchen confluirt, sodass der Schluss berechtigt erscheint, dass diese Fetttröpfchen dem Organismus zugeführt werden. Hätten diese Präparate eine besonders grosse Zahl von im Zerfall begriffenen Fasern dargeboten — was nicht der Fall war —, so hätte man annehmen können, diese Körnchen seien die letzten Reste von grossen Mengen schon ganz zerstörter Nerven; allein die Kontrole durch das Auszählen ergab das Gegentheil; auch fanden sich ganz leere Schwann'sche Scheiden nicht häufiger als sonst, was zu erweisen scheint, dass auch nicht etwa an einen bedeutend beschleunigteren Zerfall gedacht werden darf, der vielleicht die Zwischenstufen überspränge. Zudem fand sich die Tüpfelung so hervorragend bei der Tuberkulose, dass es zulässig erscheinen dürfte, sie als eine Besonderheit dieser Kachexieform zu betrachten.

Es erübrigt noch, von den Querschnitten einiges zu sagen. Sie wurden zur Kontrole der Zahlenergebnisse aus den Längsschnitten angefertigt, weil es wahrscheinlich erscheint, dass die sich so scharf auf den letzteren abhebenden Gebilde auch auf dem Querschnitt deutlich sichtbar sein würden. Diese Voraussetzung trifft nur dann zu, wenn der Schnitt gerade mitten durch schwarze Schollen geht, und auch dann ist nicht immer mit absoluter Sicherheit festzustellen, ob man wirklich einen Faserquerschnitt vor sich hat. Abgesehen davon, dass gerade eine Stelle ohne schwarze Schollen getroffen ist, kommt man zu falschen Resultaten aus folgendem Grunde: es können jene Körnerreihen, die hier senkrecht zum Objectträger stehen, eine Faser vortäuschen,

besonders, wenn das oberste Körnchen ein wenig verzerrt ist oder, was seltener zu Irrungen führt, vermögen stark vergrösserte Scheidenkerne die ganze Wandung einzustülpen. Aus diesen Erfahrungen heraus habe ich nur das Allersicherste gezählt und darum meist kleinere Zahlen als auf den Längsschnitten gefunden.

Neben den schon erwähnten Querschnitten der dunkleren Fasern sieht man solche, die einen perlmutterartigen Glanz haben; es sind vielleicht dieselben, die Dr. Oppenheim und Siemerling[1] wahrnahmen, für welche sie aber eine Erklärung nicht anzugeben wussten; sie lassen sich möglicherweise mit jenen Längsfasern in Verbindung bringen, von denen oben angegeben ist, dass sie zwar rosenkranzförmig erschienen seien, aber ein ungefärbtes protoplasmatisches Aussehen bewahrt hätten. Neben den beschriebenen fanden sich in allen Querschnitten in den einen mehr, in den andern weniger äusserst feine Fasern mit ausserordentlich dünnem Marke und ferner solche, deren Axencylinder schwarz, deren Markscheide aber ungefärbt war. Hier sah man auch, dass den Kernen der Schwann'schen Scheide gelegentlich auch jene Körner auflagen, so dass der Querschnitt eine bisquitförmige Gestalt hatte; in den Bündeln zeigten sich nicht selten diejenigen, die nur aus etwa 3—7 Fasern bestehen, sämmtlich stark gebräunt, diejenigen, die eine mittlere Dicke haben, nur zum Theil dunkel gefärbt. Für die Längsschnitte sowohl wie die Querschnitte von den Hautnerven war es oft auffallend, wie gering ihr Gehalt an degenerirenden Fasern war, auch in Fällen, die sich im übrigen durch hohe Zahlen auszeichneten. Einmal sah ich in der Mitte eines Radialis ein feines Blutgefäss.

Eine Betrachtung meiner tabellarischen Aufstellungen ergiebt, dass hochgradige Kachexie nicht, wie es wahrscheinlich war, stets von entsprechendem Zerfall von Nervenfasern begleitet sein muss; es wird hierdurch in gewissem Maasse die durch Versuche über die Reactionsfähigkeit der einzelnen sensoriellen und sensibeln Nervengebiete am sterbenden Organismus gewonnene Lehre der Physiologie bestätigt, dass die nervösen Organe die dauerhaftesten gegenüber dem Gewebsverbrauch sind. Es würde auch nur dann jene Annahme mit einiger Gewissheit sich erweisen lassen, wenn man die Nerven eines Menschen auch schon vor Eintritt der Kachexie mikros-

1) Neurologisches Centralbl. 1886, cfr. oben.

kopisch untersuchen könnte. Da dies nicht wohl möglich ist, wird man den Einwand kaum entkräften können, dass es sich um eine individuell bedingte Eigenthümlichkeit des Einzelnen handle. Dafür lässt sich gerade aus diesen Zahlen das Ergebniss an jenem jungen kräftigen Arbeiter anführen, dessen Nerven aus dem linken Unterarme als normal angesehen wurden und doch so überraschend grosse Zahlen ergeben haben. Die beiden Fälle von Dementia paralytica geben keine Bilder, die sich in irgend etwas auszeichneten, weder eine Steigerung des Zerfalles noch sonst eine charakteristische Besonderheit, nicht einmal der mit Diabetes mellitus komplizirte. Was die beiden Fälle von Caries genu angeht, so habe ich Bedenken getragen, sie zu behandeln, weil der Verdacht sich aufdrängte, dass die Nerven durch das örtliche Leiden in ihrem Verlaufe geschädigt sein könnten; und Prof. S. Mayer hat an Nerven wegen Caries genu abgesetzter Unterextremitäten solche Mengen von Degenerationen gefunden, dass er dergleichen Material als krankhaft und darum unbrauchbar verwarf; die hier gefundenen Zahlen erweisen sich als Mittelwerthe, ich habe dieselben aber absichtlich von den Tuberkulose-Fällen örtlich getrennt, um zu zeigen, dass ich sie auch für weniger beweiskräftig halte.

Einem Gedanken möchte ich hier Raum geben, welchen der Befund an dem gesunden Arbeiter, der mitten aus der Arbeit heraus untersucht wurde, angeregt hat: spricht dieser Befund einmal gegen die Meinung, dass Schädigung des Gesammtorganismus durch langsam zehrende Krankheit die Degeneration vermehre, so wäre, wenn man überhaupt von diesem einen Falle aus Schlüsse machen darf, die Ansicht vielleicht zulässig, die harte Arbeit, die der Mann stets zu leisten hatte, für die grosse Zahl der vorgefundenen Degenerationen verantwortlich zu machen. Denn es ist nicht undenkbar, dass jemand, der fortwährend Impulse durch seine Nerven sendet, diese also beständig benutzt, diese, wenn ich so sagen darf, abnutzt und verbraucht. Prof. S. Mayer sagt über diesen Punkt: „Die Thätigkeit des Nervensystems bildet nur ein Glied in der Kette der differenten Organkomplexe des Körpers; jede Störung in diesem kann auf die Gebilde des Nervensystems seine Rückwirkung äussern.

Nichts erscheint begreiflicher, als dass ebenso wie andere Organe, so auch die Nervenapparate im gewöhnlichen Verlaufe des

Lebens auf ein gewisses Maass der Leistungen eingestellt sind, welche eben nichts anderes darstellen, als den Ausdruck ihres passend regulirten Stoffwechsels.

Wenn nun aber in Folge von unabwendbaren, durch die Einfügung der Nerven in ein komplizirtes Ganze gegebenen Umständen von einer Nervenfaser temporär mehr verlangt wird, als sie zu leisten hat und die Grenze des Anpassungsvermögens hierbei überschritten wird, so kann es zu Störungen kommen, die eine bleibende oder nur vorübergehende Aenderung der Fasertextur in ihrem Gefolge haben."

Wenn man die Zusammenstellung der Ergebnisse dieser Auszählung überblickt, so wird man, wie schon angedeutet, gewahr, dass sich für die Aetiologie des normalen Nervenfaserzerfalls nichts daraus gewinnen lässt, weder bezüglich dessen, wodurch er überhaupt bedingt ist, noch in Bezug darauf, ob ihn veränderte Lebensbedingungen fördern. Die Ansicht Professor S. Mayer's, der Zerfall in normalen peripheren Nerven sei physiologischer Vorgang und habe einen cyclischen oder periodischen Charakter, wird durch diese Zahlen, wenn nicht gestützt, so doch in ihrer Wahrscheinlichkeit nicht beeinträchtigt; der genannte Autor hat, ehe er mit jener bestimmten Aussage hervortrat, an dem Ischiadicus der Wanderratte, den Rückenhautnerven des Frosches und an anderen Thieren eingehende Untersuchungen angestellt, um ätiologische Momente aufzufinden. Sie haben aber zu dem Ergebniss geführt, dass er weder Einwanderung von Parasiten, noch krankhafte Veränderungen in den trophischen Centren, noch schliesslich von Muskelverletzungen ausgehende Schädigungen als ursächlich für die Degenerationserscheinungen anerkennen konnte. Auch Dr. J. Singer hat einige hierher gehörige Versuche angestellt, bei welchen „lebendige Nerven längere Zeit von starken galvanischen Strömen durchströmt oder durch längere Zeit faradisirt wurden — dieselben zeigten jedoch keine Veränderungen." Dieser letzte Versuch kommt ja als ursächliche Schädigung nicht in Betracht, aber er zeigt, dass der Nerv auch sehr starken Beeinträchtigungen widersteht.

Die Art und Weise, wie die Zahlen gewonnen wurden, habe ich an einem Beispiel gezeigt; es sind alle Fälle so gezählt worden, ein Verfahren, welches den Vortheil gewährt, dass man jeder Zeit jedes einzelne Bild nach der Präparatnummer vorführen

kann. In den übrigen Fällen durften der grossen Weitläufigkeit wegen nur die Resultate der Zählung angegeben werden. Wenn ich nun dazu übergehe, die Zahlen anzugeben, die Längs- und Querschnitte geliefert haben, so muss ich vorausschicken, dass ich bemüht war, die Fasern nicht doppelt zu zählen, welche der Länge nach getroffen und gespalten sein oder etwas schräg getroffen zur Hälfte im obern, zur andern Hälfte im untern Schnitte liegen können. Auch auf solche habe ich geachtet, welche wellenförmig aus der Ebene des Präparates aufsteigen und deren Gipfelpunkt im obern Schnitte zu liegen kommt, deren Enden im untern Schnitte sichtbar sind.

1. Knabe, 3 Stunden alt, an Kopftrauma verstorben, N. cruralis, radialis, genito-cruralis, 49 Stunden alte Leiche.

Zu der Untersuchung eines Neugeborenen führten mich folgende Fragen:

1) Finden sich in den Nerven neugeborener Menschen degenerirende Fasern?

2) Gewährt die Anwesenheit degenerirender Fasern in den peripheren Nerven des gesunden Neugeborenen die Möglichkeit, ätiologische Momente für deren Zustandekommen zu finden, oder lassen sich durch die Thatsache, dass der Neugeborene vor vielen Schädlichkeiten, die auf den Erwachsenen einwirken, noch nicht ausgesetzt war, sich solche ausschliessen?

3) Verhält sich das junge Gewebe den Reagentien gegenüber ebenso wie das der Erwachsenen?

4) Lässt sich aus dem etwa anders lautenden Befunde in Bezug auf die Färbung ein Nutzen erwarten für die Untersuchung der Regenerationsvorgänge?

Die Untersuchungen zur Beantwortung dieser Fragen haben, so weit sie überhaupt für mich möglich waren und in den Rahmen dieser Zeilen gehören, ein negatives Resultat ergeben.

2. Mann, 36jährig, Amputation des linken Unterarms nach komplizirter Gelenkfractur, am 27. 8. 89, frisch (N. rad. I, II, III etc. bedeutet die Nummer des Objectträgers).

Rad. I.	Deckglas 1	Schnitt 1	Deg. Faser 1
"	" 1	" 2	" 1
"	" 1	" 3	" 2
"	" 2	" 3	" 1
"	" 2	" 4	" 1
"	" 3	" 3	" 2

Rad. I.	Deckglas	3	Schnitt	4	Deg. Faser	1
„	„	4	„	1	„	1
„	„	4	„	2	„	1
„	„	4	„	3	„	1
Rad. II.	„	1	„	1	„	2
„	„	1	„	2	„	2
„	„	1	„	3	„	2
„	„	1	„	4	„	1
„	„	2	„	3	„	1
„	„	2	„	3	„	2
„	„	2	„	4	„	1
„	„	3	„	2	„	1
„	„	3	„	3	„	1
„	„	3	„	4	„	4
„	„	4	„	1	„	1
Rad. III.	„	2	„	3	„	2
„	„	3	„	1	„	1
„	„	3	„	2	„	1
Med. I.	„	1	„	3	„	1
„	„	1	„	4	„	1
„	„	2	„	2	„	1
„	„	2	„	4	„	1
Med. II.	„	1	„	2	„	1
„	„	1	„	4	„	1
„	„	2	„	4	„	1
„	„	3	„	1	„	1
„	„	3	„	2	„	2
„	„	3	„	3	„	2
Med. III.	„	1	„	1	„	1
„	„	1	„	2	„	2
„	„	3	„	1	„	1
„	„	3	„	2	„	1
„	„	3	„	3	„	1
Med. IV.	„	1	„	1	„	2
„	„	1	„	2	„	1
„	„	2	„	1	„	1
„	„	2	„	2	„	1
„	„	3	„	2	„	2
„	„	3	„	3	„	1
Med. V.	„	1	„	1	„	1
„	„	1	„	2	„	2
„	„	2	„	1	„	1
„	„	2	„	2	„	1
„	„	3	„	2	„	1
„	„	4	„	1	„	1
„	„	4	„	3	„	1

Uln. I.	Deckglas	1	Schnitt	3	Deg. Faser	1
„	„	1	„	5	„	1
„	„	2	„	2	„	1
Uln. II.	„	2	„	3	„	1
„	„	1	„	2	„	1
Hautnerv I.	„	3	„	4	„	1
„	„	1	„	3	„	1
Hautnerv II.	„	2	„	2	„	1
Hautnerv III.	„	1	„	2	„	1
„	„	3	„	3	„	1

Radialis-Querschnitte 10 degener. Fas. im Mittel.

Es enthalten also von 43 Rad. Längsschn. 24 deg. Fas., davon
16 je eine,
7 je zwei,
1 vier.
„ „ „ „ 56 Med. Längsschn. 28 deg. Fas., davon
21 je 1,
7 je 2.
„ „ „ „ 29 Uln. Längsschn. 6 deg. Fas. zu je 1.
Es finden sich in 24 Rad. Querschn. 10 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „ 33 Hautn. „ 4 „ „ „ „

3. M., 14jährig, Tubercul. pulm. 12. 1. 90. Crural. Radial. Genitocrural. 6^h p. m.

Es enthalten von 49 Crural-Längsschn. 30 deg. Fas., davon
9 je 1,
12 je 2,
5 je 3,
1 je 4,
2 je 5,
1 je 7.
Es enthalten von 12 Rad.-Längsschn. 9 deg. Fas., davon
4 je 1,
3 je 2,
2 je 1.
„ „ „ 17 Hautn.-Längsschn. 0 — —.
Es finden sich in 24 Crur.-Querschn. 4 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „ 36 Hautn.-Querschn. 2 „ „ „ „

4. M., 24jährig, Tubercul. pulm., laryng. chron. 27. 10. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 24^h p. m.

Es enthalten von 58 Crural-Längsschn. 8 deg. Fas., davon
8 je 1.
„ „ „ 32 Rad.-Längschn. 5 deg. Fas., davon
5 je 1.
Es finden sich in 25 Rad.-Querschn. 0 — —

5. Fr., 63jährig, Tubercul. pulm. 12. 10. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 12^h p. m.

Es enthalten von 58 Crural-Längsschn. 4 deg. Fas., davon 4 je 1.
" " " 20 Rad.-Längschn. 1 deg. Fas. zu 4,
" " " 19 Gen.-cr. 2 " " zu 1.
Es finden sich in 24 Crur.-Querschn. 2 deg. Fas. im Mittel.
" " " " 30 Gen.-cr.-Längschn. 3 " " " "

6. M., 57jährig, Tubercul. pulm. 10. 10. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 26^h p. m.

Es enthalten von 48 Crural.-Längsschn. 18 deg. Fas., davon 8 je 1, 4 je 2, 1 je 3.
" " " 28 Gen.-cr.-Längschn. 0 — —
" " " 11 Rad.-Längsschn. 0 — —
Es finden sich in 8 Crur.-Querschn. 5 deg. Fas. im Mittel.
" " " " 24 Rad.-Querschn. 6 " " " "
" " " " 18 Gen.-cr.-Querschn. 0 " " " "

7. M., 55jährig, Tubercul. pulm. 13. 9. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 21^h p. m.

Es enthalten von 47 Crural.-Längsschn. 11 deg. Fas. zu 1.
" " " 36 Rad.-Längsschn. 13 " " davon 9 je 1, 1 je 2, 2 je 3, 1 je 4.
" " " 32 Gen.-cr.-Längsschn. 13 deg. Fas., davon 7 je 1, 6 je 2.
Es finden sich in 16 Crur.-Querschn. 2 deg. Fas. im Mittel.
" " " " 30 Rad.-Querschn. 1 " " " "
" " " " 12 Gen.-cr.-Querschn. 0 " " " "

8. M., 60jährig, Carcinom. periton. 22. 10. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 38^h p. m.

Es enthalten von 20 Crural.-Längsschn. 11 deg. Fas., davon 8 je 1, 3 je 2.
" " " 36 Rad.-Längschn. 9 deg. Fas., davon 7 je 1, 2 je 2.
" " " 35 Gen.-cr.-Längsschn. 9 deg. Fas. zu 1.
Es finden sich in 12 Crural.-Querschn. 4 deg. Fas. im Mittel.
" " " " 20 Gen.cr.-Querschn. 1 " " " "

9. Fr., 44jährig, Carc. ventric. 24. 8. 89. Crur. Rad. Genitocrur.

Es enthalten von 57 Crur.-Längsschn. 5 deg. Fas. zu je 1.
„ „ „ 30 Rad.-Längsschn. 6 deg. Fas., davon
5 je 1,
1 je 2.
„ „ „ 36 Gen.-cr.-Längsschn. 0 deg. Fas.
Es finden sich in 20 Crur.-Querschn. 4 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „ 12 Rad.-Querschn. 3 „ „ „ „

10. M., 59jährig, Carc. ventric. 24. 9. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 9^h p. m.

Es enthalten von 31 Crural.-Längsschn. 6 deg. Fas., davon
4 je 1,
2 je 2.
„ „ „ 20 Rad.-Längsschn. 1 deg. Fas. zu 1,
„ „ „ 15 Gen.-cr.-Längsschn. 1 „ „ „ 1.
Es finden sich in 10 Crur.-Querschn. 3 „ „ im Mittel.
„ „ „ „ 9 Gen.-cr.-Querschn. 2 „ „ „ „

11. M., 41jährig, Carc. oesoph. 3. 10. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 21^h p. m.

Es enthalten von 67 Crur.-Längsschn. 54 deg. Fas., davon
17 je 1,
16 je 2,
7 je 3,
5 je 4,
4 je 5,
1 je 6,
1 je 7,
2 je 8,
1 je 12.
„ „ „ 18 Rad.-Längsschn. 3 deg. Fas. zu 1.
„ „ „ 6 Gen.-cr.-Längsschn. 0.
Es finden sich in 14 Crur.-Querschn. 3 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „ 4 Gen.-cr--Querschn. 0.

12. M., 67jähr., Melanosarcoma des Unterkiefers. Schluckpneumon. 22. 10. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 28^h p. m.

Es enthalten von 10 Crural.-Längsschn. 2 deg. Fas. zu 1,
„ „ „ 14 Rad.-Längsschn. 2 „ „ „ 1,
„ „ „ 13 Gen.-cr.-Längsschn. 1 „ „ „ 1.
Es finden sich in 12 Crur.-Querschn. 1 „ „ im Mittel.

13. M., 61jähr., Dementia paralyt. Diabetes mell. 12. 12. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 18^h p. m.

Es enthalten von 32 Crur.-Längsschn. 4 deg. Fas., davon
3 je 1,
1 je 2.

Es enthalten von 45 Rad.-Längsschn. 4 deg. Fas. je 1.
„ „ „ 20 Gen.-cr.-Längsschn. 1 „ „ „ 1.
Es finden sich in 16 Crur.-Querschn. 8 „ „ im Mittel.
„ „ „ „ 16 Rad.-Querschn. 8 „ „ „ „

14. M., 50jährig, Dementia paralyt. 18. 9. 80. Crur. Rad. Genitocrur. 7^h p. m.

Es enthalten von 22 Crur.-Längsschn. 9 deg. Fas., davon
8 je 1.
1 je 3.
„ „ „ 37 Rad.-Längsschn. 3 deg. Fas. zu 1.
„ „ „ 24 Gen.-cr.-Längsschn. 0.
Es finden sich in 20 Crur.-Querschn. 10 deg. Fas. im Mittel.

15. Fr., 36jährig, Dyssenterie u. Pachymening. 1. 9. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 10^h p. m.

Es enthalten von 32 Crur.-Längsschn. 4 deg. Fas. zu 1.
„ „ „ 14 Rad.-Längsschn. 1 „ „ „ 1.
„ „ „ 34 Gen.-cr.-Längsschn. 4 „ „ „ 1.
Es finden sich in 12 Crur.-Querschn. 4 „ „ im Mittel.
„ „ „ „ 9 Rad.-Querschn. 3 „ „ „ „
„ „ „ „ 4 Gen.-cr.-Querschn. 0.

16. Fr., 35jährig, Nephritis chron. 1. 9. 89. Crur. Rad. Genitocrur. 27^h p. m.

Es enthalten von 22 Crur.-Längsschn. 2 deg. Fas. zu 1.
„ „ „ 32 Rad.-Längsschn. 0.
„ „ „ 20 Gen.cr.-Längsschn. 0.
Es finden sich in 16 Crur.-Querschn. 6 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „ 25 Rad.-Querschn. 3 „ „ „ „
„ „ „ „ 24 Gen.-cr.-Querschn. 0.

17. Fr., 60jährig, Caries genu 5. 9. 89. Amputat. Tibial. Peroneus, frisch.

Es enthalten von 22 Tib.-Längsschn. 10 deg. Fas., davon
9 je 1,
1 je 2.
„ „ „ 28 Per.-Längsschn. 4 deg. Fas., davon
3 je 1,
1 je 3.
Es finden sich in 16 Tib.-Querschn, 7 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „ 4 Per.-Querschn. 0.

18. Fr., 66jährig, Caries genu 11. 9. 89. Amputat. Tibial. Peroneus Cutan. dors. ped. frisch.

Es enthalten von 32 Tib.-Längsschn. 9 deg. Fas.. davon
8 je 1,
1 je 2.
„ „ „ 40 Per.-Längsschn. 1 deg. Fas. zu 1,
„ „ „ 9 C. d. p.-Längsschn. 0.

Es finden sich in	18 Tib.-Querschn.	2 deg. Fas. im Mittel.
„ „ „ „	20 Per.-Querschn.	1 „ „ „ „
„ „ „ „	24 C. d. p.-Querschn.	1 „ „ „ „

Es ist zwar die Absicht dieser Zeilen gewesen, allein über Degenerationsvorgänge in normalen menschlichen Nerven einiges zu berichten, und zwar wie sich dieselben mit einer neuen Methode behandelt darstellen, und ob die Kachexie hervorrufenden Krankheiten zur Erhöhung der Degenerationen in den Nerven beitragen. Doch möchte ich die wichtige Frage nach der Regeneration der Nerven nicht ganz unberührt lassen, zumal da die so oft hier herangezogene Arbeit Prof. S. Mayer's ausser der Degeneration die Regeneration zum Gegenstand hat. Wie schon erwähnt, giebt der Verfasser an, dass aus den albuminoiden Spaltungsprodukten zerfallender Fasern nach einer freien Kernbildung in der alten Schwann'schen Scheide junge Nervenfasern entstehen. Auch H. Eichhorst giebt eine Abbildung im Texte, welche eine solche junge sich zwischen den Markresten der alten Faser durchwindende Faser darstellt, und ich habe selbst Bilder gesehen, die mit jenen Angaben übereinstimmen, aber stets nur an Zupfpräparaten; unzweifelhaft handelt es sich um den widerstandsfähigeren Axencylinder (cfr. oben), denn an den nach der beschriebenen Marchi'schen Methode behandelten Präparaten habe ich nie ein Bild einer solchen jungen Faser zwischen geschwärzten Markresten beobachten können. Ich versuchte darum Folgendes: eine Anzahl mit Osmium behandelter Präparate wurden nachträglich noch mit Silbernitrat nach Ranvier gefärbt, in der Meinung, dass die dauerhafte Kittsubstanz der Ranvier'schen Einschnürungen sowohl diejenigen der jungen Schwann'schen Scheide, als auch die der alten — welche selbstverständlich den jungen aufliegen muss, wenn sich diese in jener entwickelt — deutlich zeigen würden; besonders da nach Prof. S. Mayer die Einschnürungen der jungen Faser viel dichter bei einander liegen, als an der alten. Es ist mir leider nicht gelungen, ein solches Bild zu Gesicht zu bekommen.

Ich bin weit entfernt, mit den Ergebnissen meiner wenig zahlreichen Versuche und Beobachtungen den eingehenden und feinen Untersuchungen Prof. S. Mayer's entgegen treten zu wollen, aber mir scheint es im Interesse der Vollständigkeit dieses Berichtes zu liegen, auch diese Befunde anzuführen.

Ueber Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis.

Von

Dr. Albert Oppel,
Assistent für Histologie an der anatomischen Anstalt in München.

Hierzu Tafel XXX.

Eine Reihe von Befunden haben der Ansicht Eingang verschafft; es habe einst im Kopf von Wirbelthieren eine Gliederung bestanden ähnlich der, welche der Rumpf embryonaler Wirbelthiere noch heute erkennen lässt; eine Gliederung, an welcher in hervorragender Weise das Mesoderm Antheil nimmt.

In erster Linie wird diese Auffassung gestützt durch die Einsicht, welche man in die Entwicklung der Selachier durch die Untersuchungen Balfour's (2), Marshall's (5) und van Wijhe's (7) gewonnen hat. Letzterer hat die Resultate dieser Untersuchungen dahin präcisirt, dass bei Selachiern in einem bestimmten Entwicklungsstadium das dorsale Mesoderm des Kopfes jederseits in neun Somiten zerfällt, welche je wie die Abschnitte des Rumpfes zu einer spinalartigen Nervenwurzel in Beziehung stehen. Die letzteren lassen sich nicht mehr vollzählig nachweisen.

Dohrn (18) hat neuerdings bei einem 3 mm langen Embryo von Torpedo marmorata gefunden: „dass von der Glossopharyngeus-Region angefangen zwölf bis fünfzehn Myotome für den Vorderkopf sich nachweisen lassen." Da es sich jedoch hier, wie Dohrn selbst angiebt, um ein jüngeres Stadium handelt, als das von van Wijhe untersuchte Material war, so bleiben doch die von van Wijhe geschilderten Verhältnisse, so werthvoll auch der Dohrn'sche Fund für das Verständniss der Kopfentwicklung sein mag, dasjenige, wonach bei höheren Thieren zuerst zu suchen sein dürfte. Ein in der Ontogenie so ausgesprochener Zustand wie der des Neunsomitenstadiums der Selachier wird

sich auch bei höheren Thieren in ihrer Entwicklung lange kenntlich erhalten, vorausgesezt, dass das biogenetische Gesetz Gültigkeit hat. Dagegen darf man kaum erwarten, dass man die Spuren einer grösseren Anzahl von Somiten, welche auch bei Selachiern nur in frühen Entwicklungsstadien auftreten, um rasch zu abortiren, bei höheren Thieren auffinden werde.

Auf der oben geschilderten Grundlage hat van Wijhe (10) bei höheren Thieren mit Erfolg nach ähnlichen Verhältnissen gesucht. Bei Vögeln und Reptilien liessen sich vier Myotome zwischen erstem Halsnerven und dem Vagus nachweisen und zwar noch in ziemlich späten Entwicklungsstadien. Auch Froriep (12) konnte im Hinterkopf von Vögeln und Säugethieren Urwirbel nachweisen.

In dem davorliegenden Theil des Kopfes, dem Vorderkopf (praespinaler Abschnitt Froriep's) sind bisher, soweit mir die Literatur bekannt geworden ist, unzweifelhafte Somiten bei höheren Thieren, als die Selachier sind, noch nicht nachgewiesen worden.

Doch liegen einige Beobachtungen vor, welche sich zu den Verhältnissen bei den Selachiern in Beziehung bringen lassen.

Götte (1) hat auf eine Segmentirung des Mesoderms im Vorderkopf der Unke hingewiesen. Dass die Segmentirung des Mesoderms im Vorderkopf der Amphibien allgemein vorkommt, darauf deuten weitere Beobachtungen, die in der Literatur vorliegen, hin. Ich nenne hier z. B. die Arbeit von Scott und Osborn (3) über Triton taeniatus. Es wäre wünschenswerth und gewiss lohnend, auf Grund der neueren Beobachtungen bei Selachiern auch bei Amphibien die Frage neu in Angriff zu nehmen. Auch die Verhältnisse bei den Petromyzonten, welche Götte (14) als ähnlich den von ihm bei der Unke beobachteten darstellt, dürften Interessantes bieten.

Van Wijhe (10) hat seine Untersuchungen auch auf den Vorderkopf von Vögeln und Reptilien ausgedehnt; ich schildere im Folgenden seine hier in Frage kommenden Resultate.

Van Wijhe findet bei embryonalen Schwimmvögeln und Reptilien Gebilde, welche er als Homologa bestimmter Somiten der Selachier auffast. Das Homologon des ersten Somiten ist nach diesem Autor ein Sack, dessen Wand aus einer Zelllage besteht, welche eine ziemlich weite Höhle umschliesst, paarig, bei Vögeln durch einen Querkanal verbunden. Das Homologon des zwei-

ten Somiten ist eine epitheliale stark gefaltete Wand einer zweiten Höhle. Das Homologon des dritten Somiten ist eine stets solide Zellmasse.

Folgende Thiere besitzen nach van Wijhe diese Homologa: — für den ersten Somiten: alle untersuchten Schwimm- und Stelzvögel (Anas, Sterna, Larus, Vanellus) und Lacerta; mit 25 Somiten; — für den zweiten Somiten: Anas mit 17 und Vanellus mit 26 Somiten; — für den dritten Somiten: alle untersuchten Vögel, Eidechsen und Schlangen meist mit 20—30 Somiten.

Seine Auffassung, dass diese Gebilde Homologa der genannten Somiten der Selachier seien, begründet van Wijhe unter anderem mit Folgendem: Die Lage beider ist dieselbe. Beide treten mit denselben Nerven in Verbindung, der erste Somit und sein Homologon mit dem Oculomotorius, der dritte Somit und sein Homologon mit dem Abducens. Aus beiden bilden sich dieselben Augenmuskeln, aus dem ersten Somiten und seinem Homologon vom Oculomotorius innervirte Muskeln und aus dem dritten Somiten und seinem Homologon der Musculus rectus externus.

Nach den Untersuchungen van Wijhe's sind demnach bei Reptilienembryonen zu erwarten: Homologa für den ersten und dritten Somiten der Selachier.

Das Homologon für den ersten Somiten deckt sich zweifelsohne mit der nach Balfour (4 p. 612) schon durch Parker bekannt gewordenen Kopfhöhle der Reptilien. Da bei den mir bekannten Reptilienembryonen nur eine solche vorkommt, so werde ich dieses Gebilde kurzweg „Kopfhöhle" der Reptilien nennen. Manche Reptilien scheinen eine zweite Kopfhöhle zu besitzen; die vorhin genannte wäre dann als erste Kopfhöhle zu bezeichnen. Die von Balfour eingeführte Bezeichnung „Prämandibularhöhle" würde sich auch eignen, wenn dieses Wort von der demselben von Balfour untergelegten Deutung, als handle es sich hier um ein ventrales Element, ganz frei wäre. Jedenfalls möchte ich mich nicht Hoffmann (9) anschliessen, der die Kopfhöhle der Reptilien als „Somit" bezeichnet. Die Kopfhöhle entsteht zwar aus einem Somiten, doch treten hierbei Veränderungen im Bau ein, welche im Folgenden beschrieben werden sollen. Diese Verschiedenheiten im Bau ermöglichen Somit und Kopfhöhle zu unterscheiden. Hoffmann (15) hat bei der Eidechse die Kopf-

höhle bis in frühe Stadien verfolgt und für ältere Stadien den Nachweis geliefert, dass beide Kopfhöhlen durch einen breiten Canal in Communication treten, was von grosser Bedeutung ist, da nach van Wijhe (10) auch bei Selachiern und Schwimmvögeln eine solche Communication statthat.

Ueber die Entstehung der Kopfhöhle äussert sich van Wijhe (10) nicht. Bei Orr (13) findet sich die Angabe, die Kopfhöhle von Anolis sagraei entstehe aus einer „mass of cells, which lie close to the ventral surface of the rudiment of the forebrain." Im Stadium A dieses Autors ist diese Zellmasse noch solid, im nächsten Stadium B hat sich schon die Kopfhöhle kenntlich, an ihrer typischen Epithelauskleidung, gebildet. Hoffmann (15) geht in seinen Angaben nicht auf so frühe Stadien wie Orr zurück, in dem jüngsten von Hoffmann beschriebenen Stadium (vergl. auch seine Abbildung Taf. 145 Fig. 10) ist die Kopfhöhle schon gebildet. Ostroumoff (16), der nach dem Vorgange Hoffmann's die Kopfhöhle mit dem Namen präoraler „Kopfsomit" belegt, schildert die Bildung der Kopfhöhle bei Phrynocephalus helioscopus Pall. folgendermassen: „Das vordere verdickte Ende der Chorda ist in der Gegend des hinteren Theils des Zwischenhirns noch verschmolzen mit den Entodermzellen, welche die abdominale Wandung des Kopfdarms bilden. Auf dem weiteren Wege bildet diese Wandung, indem sie wieder dicker wird, unter der hinteren Grenze des Vorderhirns die Anlage des präoralen Kopfsomiten, welcher sich hier jederseits in Folge des Auseinanderweichens der Zellen bildet." In seinen Abbildungen finde ich in Fig. 19 die Verdickung und in einem spätern Stadium Fig. 26 die Kopfhöhle schon gebildet.

Das Homologon für den dritten Somiten, die „solide Zellmasse" entsteht nach van Wijhe (10), indem sie sich „aus indifferentem, embryonalem Gewebe differencirt." Hoffmann (15) hat bei der Eidechse Homologa des zweiten und dritten Somiten gefunden. Die Schilderung seiner Befunde, deren Deutung nach Hoffmann eine schwierige ist, gebe ich im Folgenden wieder: „In dem Stadium, in welchem der Quercanal des ersten Kopfsomiten seine höchste Entwicklung erreicht hat, finde ich, dass gerade an derselben Stelle, wo nach van Wijhe's Angaben bei den Selachiern der zweite Kopfsomit gelegen ist, bei den Eidechsen (Lacerta agilis) eine Zellmasse angetroffen wird (Taf.

CXLVII. Fig. 1, 2) welche durch die eigenthümliche Anordnung ihrer Elemente zugleich in's Auge springt. An der Peripherie sind die Zellen deutlich epithelial angeordnet, liegen nur in einer einzigen Schicht und umschliessen noch mehr weniger deutlich eine kleine Höhle, so dass wir höchst wahrscheinlich in dieser Zellenmasse das Homologon des zweiten Kopfsomiten der Selachier zu erblicken haben. Hinter dem zweiten Kopfsomit findet man in demselben Entwicklungsstadium, aber etwas mehr medialwärts, noch zwei kleine Zellmassen, die ebenfalls noch mehr weniger epithelial angeordnet sind und auch noch die Spuren einer kleinen Höhle zeigen." In späteren Stadien bilden diese beiden Zellmassen einen ziemlich grossen Haufen spindelförmiger Zellen' (p. 1943). Hoffmann legt die Auffassung als eine mögliche dar, dass die beiden Zellenmassen zusammen dem dritten Kopfsomiten der Selachier entsprechen könnten. — Homologa des zweiten und dritten Kopfsomiten der Selachier findet auch Ostroumoff (16) bei Phrynocephalus.

Die Entstehung der Kopfhöhle und der Zellmassen, welche bei Reptilien von van Wijhe und Hoffmann als Homologa des zweiten und dritten Somiten der Selachier nachgewiesen wurden, bildet den Ausgangspunct meiner Untersuchung.

Im Folgenden werde ich zuerst mein Material, dann an der Hand desselben meine Befunde schildern. Ich wählte als Grundlage für meine Untersuchungen Anguis fragilis. Anguis gehört [nach der Eintheilung von Hoffmann (15)] einer anderen Saurierfamilie an, als die sind, welchen die obengenannten Forscher in erster Linie ihr Material entnahmen: Hoffmann den Lacertiniden, Orr den Iguaniden und Ostroumoff den Agamiden. Bei Anguis fragilis scheinen die Verhältnisse klarer und ausgesprochener zu sein; damit mag es im Zusammenhang stehen, dass ich Resultate erhielt, zu welchen die oben angeführten Untersucher vielleicht überhaupt nicht gelangen konnten.

Die Embryonen von Anguis fragilis, welche ich untersuchte, habe ich zum Theil mit Sublimat-Eisessig, zum andern Theil mit Sublimat-Chromsäure fixirt, mit Alkohol nachbehandelt, dann mit Paraffin durchtränkt und geschnitten in Serien von 10 und 7,5 μ Schnittdicke. Die mit Eiweiss aufgeklebten Schnittserien färbte ich mit Hämatoxylin oder Boraxkarmin. Zur Nachfärbung ver-

wandte ich im ersteren Falle Eosin oder Pikrinsäure, im letzteren Falle Pikrinsäure. Auf einzelne Embryonen wandte ich auch die Stückfärbung mit Boraxkarmin an.

Herr Professor Dr. von Kupffer gestattete mir, mein Material aus dem des Instituts zu ergänzen, wofür ich ihm meinen Dank ausspreche; gleichzeitig danke ich demselben, sowie meinem Freunde A. Böhm, für die mir bei dieser Arbeit gewährte Unterstützung und freundliche Theilnahme herzlich.

Diejenigen Serien, welche auf die von mir untersuchten Fragen Bezug haben, schildere ich im Folgenden. Dieselben sind nach Entwicklungsstadien geordnet, beginnend mit dem jüngsten. Ich habe von demselben Stadium resp. Mutterthier bisweilen mehrere Embryonen in verschiedenen Richtungen geschnitten. Der nachfolgenden Beschreibung liegt aber stets nur ein bestimmter Embryo zu Grunde.

Es sind 24 Embryonen, auf welche ich mich in dieser Arbeit beziehe. Dieselben stehen sich untereinander nach der Entwicklung ihrer Organe nicht ferne, es sind namentlich bei den älteren oft nur kleine Unterschiede, welche mir gestatteten, einen Embryo als den vorgeschritteneren zu erkennen. Nach der äusseren Körperform könnte man die einzelnen Embryonen kaum als aufeinanderfolgende Stadien ordnen. Doch lassen sich hiernach leicht drei Gruppen unterscheiden, je zu acht Embryonen.

In der ersten Gruppe beträgt die grösste Länge der Embryonen 3—4 mm. Die Embryonen sind gekrümmt, auch die Kopfkrümmung ist schon vorhanden. Die Augenblase ist mit der Lupe erkennbar. Die Allantois ist äusserlich noch nicht sichtbar.

In der zweiten Gruppe beträgt die Länge der Embryonen 4—5 mm. Die Allantois ist als Knopf sichtbar.

In der dritten Gruppe wachsen die Embryonen von 5 bis 7,5 mm in situ gemessen. In der That sind die Embryonen jedoch viel länger, da ihr Hinterende spiralig aufgerollt ist. Die Allantois wird ein an Umfang zunehmender Sack. Das Auge enthält Pigment.

Ich lasse noch die einzelnen Daten folgen, nach welchen ich die Serien ordnete. Dieselben habe ich grösstentheils den Entwicklungsvorgängen am Ectoderm und Entoderm entnommen, um nachher in der fortlaufenden Beschreibung die Vorgänge am Mesoderm einzuzeichnen.

Serie 1. Amnion ist über dem Hinterende des Embryo offen. 11 Somiten. Kopfkrümmung ist vorhanden. Drei Hirnblasen sind deutlich. Die Medullarrinne steht im Bereich des Vorderhirns und am Hinterende des Embryo offen. Primäre Augenblase. Erste Entwicklung der Gehörgrübchen als Differenzirung des Epithels bemerkbar. Die Mundbucht ist gegen den Vorderarm noch nicht durchgebrochen, ebenso ist noch keine Kiemenspalte durchgebrochen.

Serie 2. 13 Somiten. Das Gehirn klafft noch im Bereich des Vorderhirns. Medullarrinne am Hinterende des Embryo ist geschlossen. Primäre Augenblase. Gehörgrübchen noch sehr flach, doch deutlich differenzirtes Epithel.

Serie 3. 19 Somiten. Das Hinterhirn zeigt schon deutliche Segmentirung.

Serie 4. Das Amnion ist am Hinterende des Embryo noch eine kurze Strecke offen. Die Allantois entsteht. 27 Somiten. Acusticus und Trigeminusganglion lassen sich deutlich erkennen. Erste Entstehung der sekundären Augenblase. Linse als Epidermisverdickung kenntlich. Die Gehörgrube ist noch offen. Nase Epidermisverdickung. Wolff'scher Gang vorhanden. Die Mundbucht ist gegen den Vorderarm durchgebrochen. Die erste Kiemenspalte hat sich nach aussen geöffnet.

Serie 5. Das Amnion hat sich geschlossen, die Allantois ist noch sehr klein. 43 Somiten. Die Linsengrube ist gegen die Epidermis offen. Das Gehörbläschen ist durch einen Stiel mit der Epidermis verbunden. Es tritt die erste Anlage der Epiphyse auf. Die erste und zweite Kiemenspalte ist durchgebrochen.

In Serie 6, welche Serie 5 sehr nahe steht, ist die Oeffnung der Linse gegen das Ectoderm sehr klein und der Stiel des Ohrbläschen weniger deutlich geworden. Doch ist hier nur die erste Kiemenspalte durchgebrochen.

In Serie 7—15 ist stets die erste und zweite Kiemenspalte offen. In Serie 7 löst sich eben die Linse von der Epidermis ab, in Serie 8 ist dies schon geschehen. Serie 7 und 8 haben runde Gehörbläschen ohne Stiel und deutliche Nasengruben, in Serie 9 entsteht der Ductus endolymphaticus.

In Serie 11 bemerkte ich die erste Anlage der Paraphyse [Hoffmann (9) — Selenka (19)], auch die Hypophysentasche ist kenntlich. 55 Somiten.

Serie 12 zeigt Lungen- und Leberanlage.

In Serie 13 und 14 ist die Linsenhöhle durch Auswachsen der Linsenfasern halb gefüllt. Paraphyse und Epiphyse sind gewachsen. In Serie 15, in der ich 60 Somiten zählen konnte (die Zahl derselben ist nur mehr schwer zu bestimmen), beugt sich die Epiphyse vorn über.

In Serie 16 ist neben der ersten und zweiten auch die dritte Kiemenspalte durchgebrochen.

In Serie 17 tritt im Auge Pigmentirung auf. Serie 18 und 19 zeigen deutliches hellbraunes Augenpigment. Die Extremitätenleiste ist angelegt.

In Serie 20 und 21 schnürt sich eben das Parietalauge ab. Die Paraphyse ist zu einem Schlauch ausgewachsen. Die Linsenfasern haben die Linsenhöhle gefüllt. Die drei ersten Kiemenspalten sind in den Serien 16—22 offen.

In Serie 22 und 23 beginnen sich die Retinaschichten zu differenziren, in Serie 23 grenzt sich schon die Ganglienzellenschicht der Retina ab. In beiden Serien ist das Parietalauge abgeschnürt und die Linsenbildung desselben beginnt. Während jedoch in Serie 22 die 3 ersten Kiemenspalten gegen aussen offen sind, ist es in Serie 23 nur noch die zweite.

In Serie 24 ist die zweite Kiemenspalte offen, die Hypophysentasche hat sich noch nicht abgeschnürt, die hintere Extremität ist weiter entwickelt als die vordere.

Serie 1. — Um sich über die Anordnung des Kopfmesoderms in Serie 1 zu orientiren, empfiehlt es sich, von einem Punkt auszugehen, der in der vorliegenden Literatur schon vielfach eine Rolle gespielt hat, ohne bisher einen Namen zu erhalten, der ihn kurz bezeichnen lässt. Es ist der Punkt, an welchem der vorderste Theil des Kopfdarms zusammenstösst mit der Basis des Gehirns. Zugleich findet hier eine Verbindung des Mesoderms in der Medianebene statt. Die Chorda reicht mit ihrer vordersten Spitze bis an diese Stelle heran.

An diesem Punkt sind Chorda, Mesoderm und Darm in diesem Stadium in innigem Zusammenhang. Hoffmann (9) sagt darüber: „Bei den Schlangen kehrt also auch dieselbe Erscheinung wieder, welche ich bei allen Wirbelthieren gefunden habe, dass nämlich am vorderen Ende des Embryo Mesoblast und Hypo-

blast kontinuirlich zusammenhängen", und weiter „Am vorderen Körperende hängen Mesoblast, Chorda und die vordere Wand des noch blind geschlossenen Kopfdarmes kontinuirlich zusammen". Bei Selachiern scheint gleichfalls hier ein inniger Zusammenhang der genannten drei Elemente vorhanden zu sein; so sagt van Wijhe (7) bei Beschreibung des ersten Kopfsomites der Selachier: „Median hängt es aber ununterbrochen mit einer Zellmasse zusammen, in welche auch das Vorderende des Darmes sowie der Chorda übergeht."

Diese innige Verbindung vor Allem zwischen Entoderm und Mesoderm mag damit im Zusammenhang stehen, dass diese Stelle die vorderste ist, an der eine Bildung des Mesoderms direkt aus dem Entoderm, wie sie ja von vielen Forschern angenommen wird, stattfinden kann. Weiter nach vorne ist eine solche Bildung nicht mehr möglich, vorausgesetzt, dass man annimmt, dieselbe geschehe zu beiden Seiten der Chorda, einmal weil sich weiter vorn keine Chorda mehr findet, andererseits weil wenigstens bei Anguis fragilis schon in frühen Stadien, z. B. mit 2 Somiten, vor Bildung des Kopfdarmes die Verwachsung des Entoderms mit dem vordersten tiefsten Theil der Medullarrinne eine innige ist.

Vor dieser Stelle findet sich in Serie 1 in der Medianlinie kein Mesoderm mehr. Es berührt hier das Entoderm den Boden des Gehirns noch eine kurze Strecke, um dann gegen die Wand der ectodermalen Mundbucht anzustossen und nach hinten umzubiegen.

Von der genannten Stelle erstreckt sich das Mesoderm nach beiden Seiten in den Kopf. Ein Theil des Mesoderms fällt dadurch besonders ins Auge, dass er sich gegen die Umgebung scharf abgrenzt. Dieser Theil wächst von der Mittellinie allmählich sich verbreiternd nach beiden Seiten und nach vorn gegen das Auge. Es hat so die Gestalt zweier an einem Punkt befestigter Flügel. Die Mesodermflügel liegen hinter den primären Augenblasen, nur wenig von denselben getrennt, an der ventralen hintern Seite der Augenblase. Um die Augenblase sich wölbend erstrecken sich die Flügel lateral und ventral von derselben noch etwas nach vorn. Die Verbindungsbrücke beider Flügel, welche eben jenen Punkt bildet, in dem Chorda und Darm zusammenstossen, hat nach hinten eine convex vorspringende Verdickung, in welche die Chorda mit ihrem vorn verbreiterten Ende allmäh-

lich übergeht. Ich werde das die genannten Organe verbindende, an der beschriebenen Stelle liegende Gewebe „Praechordalplatte" nennen. Der Darm berührt die Praechordalplatte von unten.

Die Mesodermflügel unterscheiden sich dadurch von dem übrigen Kopfmesoderm, dass ihre Zellen dichter gedrängt stehen und eine Anordnung zeigen, in der die Längsrichtung auf den genannten Punkt zu prävalirt.

In einigen Schnitten sind jedoch die Zellen im lateralen Theil des Flügels anders angeordnet. Es findet sich hier eine kleine Höhle, um welche die Zellen radiär gestellt sind. Damit charakterisirt sich das letztgenannte Gebilde als ein deutlicher Somit. (Fig. 1.) Seine Höhle erstreckt sich über zwei Schnitte, der Durchmesser derselben wird demnach 0,03 mm nur wenig überschreiten. Auf beiden Seiten ist der Somit gleich deutlich.

Lateral vom Flügel und gegen das Auge hin, direkt der Augenblase anliegend, findet sich beiderseits auf dem Schnitt Fig. 1 z ein kleines Zellhäufchen. Da dasselbe sich über eine Reihe von Schnitten fortsetzt, kann man es als Zellstrang bezeichnen. Ueber seine Bedeutung konnte ich nichts Sicheres erschliessen und desshalb soll nur das Vorkommen dieses Gebildes notirt werden. Diese Zellgruppe ist auch in den folgenden Serien noch deutlich zu erkennen.

Der Mesodermstrang, der vom Somiten zur Mittellinie läuft, ich werde denselben Stiel nennen, ermöglicht durch seine Länge, dass der Somit hinter das Auge in der oben beschriebenen Weise zu liegen kommt. Der Somit steht, wie dies aus der Fig. 1 ersichtlich ist, auf einer seiner Seiten mit dem Stiel in Berührung. Darin unterscheidet sich dieser Somit neben seiner besonderen Lage, von einem eben entstandenen Rumpfsomiten.

Ich möchte den Unterschied zwischen einem jungen Stadium der Kopfhöhle, wie es Hoffmann beschrieb und als Somit bezeichnete, und einem wirklichen Somiten noch präciser darstellen. In dem eben beschriebenen Somiten sind die Zellen, ausserdem dass sie noch keine deutliche epitheliale Anordnung zeigen, allseitig radiär um ein Lumen gestellt und das Ganze grenzt sich gegen den Stiel ab. Dies ist in der Abbildung Hoffmann's (15, Taf. 145, Fig. 10) nicht der Fall. Hier stehen beiderseits die dem Stiele nächsten

Zellen nicht radiär, sondern gehen, indem sie sich in zwei Reihen aneinanderlegen, in die Zellen des Stiels über.

Indem ich die beschriebenen Verhältnisse in Serie 1 einerseits auf die bei den Selachiern bestehenden, andererseits auf die aus späteren Entwicklungsstadien bei Reptilien schon bekannten beziehe, komme ich zu folgendem Schluss:

Der beschriebene Somit entspricht dem ersten Vorderkopfsomiten der Selachier. Den Beweis für meine Annahme werde ich zu führen versuchen, indem ich Folgendes nachweise: aus dem ersten Vorderkopfsomiten entwickelt sich die Kopfhöhle der Reptilien. Für diese ist es durch van Wijhe (10) und Hoffmann schon nachgewiesen, dass aus ihr dieselben Muskeln hervorgehen, welche sich aus dem ersten Vorderkopfsomiten der Selachier entwickeln.

Serie 2. — Ich gebe aus dieser Serie in Fig. 2 ein Uebersichtsbild, welches die Lage der Mesodermflügel zum Gehirn, zu den primären Augenblasen und dem durch die starke Kopfbeuge mit in den Schnitt fallenden Hinterhirn zeigt. Die Orientirung war eine so glückliche, dass die über je zwei Schnitte sich erstreckende Höhle des auch in dieser Serie noch vorhandenen ersten Somiten beiderseits in einen Schnitt fiel und so in der Zeichnung wiedergegeben werden konnte.

Der Stiel zeigt hier eine kleine Ausbuchtung seiner Wandung h, dieselbe ist beiderseitig. Diese Ausbuchtung wird später für die Entwicklung der Kopfhöhle mit von Bedeutung sein.

In dem Schnitt, der in Fig. 2 wiedergegeben ist, sind zwar die beiden Somiten, nicht aber die Vereinigung der Flügel in der Medianebene getroffen, vielmehr gehen die Stiele scheinbar nur bis an die die Mitte einnehmende Praechordalplatte, welche sich in das verbreiterte vordere Chordaende fortsetzt. Doch fällt auch das letztere nicht mehr in diesen Schnitt, was durch die starke Kopfbeugung bedingt wird, man sieht nur am Hinterhirn den sich verjüngenden absteigenden Theil der Chorda. Den Raum zwischen Praechordalplatte und Chorda füllt ein Zellhaufe aus, der sich in den folgenden Schnitten als Darmanschnitt erweist.

Dass die beiden Mesodermflügel im Schnitt nicht aus der Praechordalplatte hervorzugehen, vielmehr neben oder hinter derselben vorzukommen scheinen, hat seinen Grund darin, dass der

Stiel nicht parallel der Schnittebene läuft, vielmehr in der Richtung auf eine cranialwärts gelegene Stelle zu sich der Mittellinie nähert.

In Fig. 3 ist diese Vereinigung aus einer anderen Serie, welche aber der Serie 2 nach ihren Entwicklungsverhältnissen nahesteht (dieselbe ist einem Ei desselben Mutterthieres entnommen), dargestellt. Dieselbe stellt sich dar als ein Strang, der aus zwei Reihen von Zellen zusammengesetzt ist. Die beiden Reihen lassen sich zwar deutlich von einander abgrenzen, doch ohne eine merkbare Spalte zwischen sich erkennen zu lassen. Es kommt bei Anguis fragilis auch später, wenn der Somit zur Kopfhöhle wird, nicht zur Bildung eines Canals zwischen den beiden Seiten.

Serie 3. — Dieses Stadium zeigt sehr deutlich den Uebergang des ersten Somiten in die Kopfhöhle. Das hier vorliegende Gebilde (Fig. 4) muss schon als Kopfhöhle und nicht mehr als Somit bezeichnet werden. Die Höhle ist weiter geworden, doch bildet nicht die Höhle des Somiten allein die künftige Kopfhöhle, sondern eine kleine Strecke weit spaltet sich auch der Stiel und wird so bei Bildung der Höhle mit einbezogen. In dem dem Somiten nächsten Theil des Stiels hatte sich schon in dem letztbeschriebenen Stadium eine kleine Erweiterung und Auftreibung bemerklich gemacht (Fig. 2, h). Dieser Theil öffnet sich nun gegen den Somiten und betheiligt sich so an der Bildung der Kopfhöhle. Ich werde diesen erweiterten Theil des Stiels, auf den ich in späteren Stadien zurückzukommen haben werde, den Hals der Kopfhöhle nennen. Fig. 4, h zeigt den Hals im Anschnitt, in einem der nächsten Schnitte öffnet sich derselbe gegen die Höhle K. Es bleibt jedoch der Theil des Stiels, welcher den Hals bildet, scharf begrenzt, so dass es in den von mir beobachteten Stadien, wie schon hervorgehoben, nicht zu einem verbindenden Kanal zwischen den beiden Kopfhöhlen kommt. Stets bleibt der Stiel in der Mitte, wo er durch die Praechordalplatte mit der Chorda und dem Entoderm verbunden ist, solid.

Mit der Vergrösserung der Höhle und der Einbeziehung eines Theils des Stiels ist zugleich im Bau der Wand eine Aenderung eingetreten. Die Zellen sind weniger hoch geworden und haben ein epithelähnliches Aussehen angenommen. Doch wird dies in den folgenden Stadien ausgeprägter.

Hier ist noch deutlich zu erkennen, dass nicht alle Zellen,

welche bei der Bildung des Somiten betheiligt waren, auch an der Bildung der Kopfhöhle Antheil nehmen. Dies thun nur die dem Lumen nächsten, während die ganze äussere Partie des Somiten und die Zellmasse des Mesodermflügels, soweit sie nicht an der Somitenbildung betheiligt war, der Kopfhöhle, d. h. der sie auskleidenden einschichtigen Zellreihe aussen aufsitzen. In den folgenden Stadien verschwindet mit dem Wachsen der Kopfhöhle allmählich diese dichtere Mesodermzellenmasse in der Umgebung der Kopfhöhle. Ich glaube jedoch nicht, dass sich der weitere Aufbau der Kopfhöhle insbesondere aus dieser Zellmasse vollzieht. Das die Kopfhöhle auskleidende epithelartig gewordene Gewebe wächst vielmehr, indem sich die Zellen durch Theilung vermehren. In Stadien, in welchen das Wachsthum ein bedeutendes ist, wie z. B. in Serie 9, finden sich sehr zahlreiche Mitosen in diesem Epithel. Das Verschwinden des dichteren Gewebes in der Umgebung der Kopfhöhle denke ich mir so, dass die Zellmassen nicht aufgebraucht werden, vielmehr als ein locker werdendes Gewebe in der Umgegend der Kopfhöhle bestehen bleiben. Vielleicht liegt es eben nur in der später auftretenden grossen Ausdehnung der Kopfhöhle, dass das umhüllende Gewebe lockerer erscheint und so weniger ins Auge fällt. Jedenfalls bleibt der Zusammenhang zwischen dem epithelartig die Kopfhöhle auskleidenden Gewebe und dem umgebenden Mesoderm ein inniger.

Ich schildere im Folgenden die Weiterentwicklung der Kopfhöhle bis zur Muskelbildung, um erst nach diesem die Beschreibung der gleichzeitig mit diesen Bildungen sich entwickelnden beiden Vorderkopfsomiten, welche dem zweiten und dritten Vorderkopfsomiten der Selachier entsprechen, anzuschliessen.

In den nächsten Serien fällt bei Betrachtung der Kopfhöhlen ins Auge einmal das Grössenwachsthum, dann die Veränderung im Bau der Wand.

Die Höhlen wachsen so bedeutend, dass sie in Serie 9, in der sie ihre grösste Ausdehnung erreichen, an Grösse nahezu dem Auge gleichkommen. Die grösste Länge beträgt in dieser Serie für die Kopfhöhle 0,287 mm, die grösste Breite 0,198 mm.

Es übertrifft relativ die Grösse der Kopfhöhle in diesem Stadium bei Anguis fragilis noch die von Orr (13) bei Anolis sagraei in seinem Stadium C (vergl. auch Orr's Abbildungen) gefundenen Grössenverhältnisse.

Der Stiel erleidet während dieser Zeit ganz bestimmte Veränderungen. Er macht immer mehr den Eindruck eines epithelialen Strangs (Fig. 5), der sich innig an die Praechordalplatte anschliesst. Die Praechordalplatte, welche bedeutend schmäler wird, bildet noch im Stadium 4, welchem Fig. 5 und 6 entnommen sind, die Verbindung zwischen Darm und Chorda, so dass je nach der Schnittrichtung der Stiel mit der Chorda oder mit dem Darm zusammenzuhängen scheint. In der That hängt er mit beiden zusammen.

In späteren Stadien, mit der Rückbildung der Chorda in ihrem vordersten Theil, löst sich dieselbe von ihrem Haftepunkt an der Praechordalplatte ab und es steht dann der Stiel der Kopfhöhle nur noch mit dem Darm in Verbindung. Die beiderseitigen Ansatzstellen der Stiele bleiben stets nahe beisammen an der Stelle, an welcher später die Hypophysentasche zu sehen ist. Doch wird zur Zeit, zu welcher sich die Hypophysentasche entwickelt, der Stiel weniger deutlich, so dass ich nicht mit Bestimmtheit angeben kann, ob die Insertionsstelle der Stiele genau in der Höhe der Hypophysentasche oder wenig hinter derselben stattfindet. Die Beantwortung dieser Frage wäre von grosser Bedeutung, da neuerdings Hoffmann (9) bei seinen Untersuchungen die Bildung der Hypophysentasche bei Reptilien vom Hypoblast auszugehen schien. Hoffmann hebt die Schwierigkeit der Entscheidung dieser Frage hervor. Ostroumoff (16) nimmt für Phrynocephalus helioscopus eine Entstehung der Hypophysentasche aus dem Hypoblast an.

Der Hals, der sich in den nächsten Serien immer noch abgrenzen lässt, Fig. 66, wird allmählich ganz in die Bildung des Lumens der Kopfhöhle einbezogen, so dass zur Zeit, zu welcher die Kopfhöhle am grössten ist, die Grenzlinie nicht wahrnehmbar ist.

Das Epithel nimmt während des Wachsens der Kopfhöhle eine mehr platte Gestalt an. Auf dem Schnitt überwiegt der Breitendurchmesser den Höhendurchmesser der Zellen bedeutend. Wie schon hervorgehoben, sind Mitosen im Epithel zahlreich.

Ueber den Inhalt der Kopfhöhle konnte ich nur wenig Sicheres erkennen. Dass die die Kopfhöhle füllende Flüssigkeit nicht ganz identisch mit der in anderen Körperhöhlen des Embryos enthaltenen Flüssigkeiten ist, glaube ich daraus entnehmen zu

dürfen, dass zur Zeit des bedeutenden Wachsens der Kopfhöhle der geronnene Inhalt bei mit Sublimat-Eisessig fixirten, mit Alkohol nachbehandelten, mit Toluol und dann mit Paraffin durchtränkten, geschnittenen, mit Eiweiss aufgeklebten und mit Hämatoxylin gefärbten Serien sich dunkelblau färbte. Deutlich ist dies in Serie 4, Fig. 6, g. Bei älteren Embryonen konnte ich dies nicht mehr finden, hier färbte sich der Höhleninhalt ähnlich wie der Inhalt anderer Körperhöhlen, z. B. der Höhlen im Gehirn.

Nachdem das Wachsthum der Kopfhöhle sein Ende erreicht hat, erhalten sich dieselben nur wenig verändert während mehrerer Stadien (Serie 9—15). Dann nimmt die Kopfhöhle eine andere Gestalt an. Sie plattet sich an mehreren Seiten ab, und zwar an den Seiten, welche gegen grosse, stark im Wachsthum begriffene Organe gerichtet sind. Dies sind Gehirn und Auge, auch das Dach der Mundhöhle kommt mit in Betracht.

Diese Formveränderung, mit der eine Verkleinerung des Lumens der Kopfhöhle Hand in Hand geht, führt bald zu dem in Fig. 8 wiedergegebenen Bild aus Serie 17. Die Kopfhöhle hat auf dem Schnitt Dreieckform angenommen. Die Seite gegen Gehirn und das Dach der Mundhöhle sind hohl geworden, während die Seite gegen das Auge convex geblieben ist. Es ist also für Anguis fragilis die für die Selachier von Marshall (5) nachgewiesene und durch van Wijhe (7) bestätigte Angabe, dass sich das erste Myotom becherförmig um die Augenblase herumlege, nicht gültig.

In dieser Zeit bilden sich aus der Wand der Kopfhöhle die Augenmuskeln, welche der Nervus oculomotorius innervirt. An dieser Bildung nehmen in hervorragender Weise die nicht dem Auge zugekehrten Seiten Theil Fig. 8 aus Serie 17 und Fig. 9 aus Serie 19.

In allen diesen Stadien bleibt das Epithel auf der Seite gegen das Auge unverändert. In hervorragender Weise betheiligt sich auch die Ecke, an welcher die muskelbildenden Platten zusammenstossen, an der Muskelbildung. Es entspricht dieselbe etwa der Stelle, von welcher früher der Stiel abgegangen war, also dem Hals der Kopfhöhle. Es tritt an dieser Stelle zuerst in Serie 17 Fig. 8, dann noch deutlicher in Serie 19 Fig. 9 ein neuer Vorgang in die Erscheinung. Es trennt sich hier ein Abschnitt durch Vorspringen je einer Falte an den

beiden Seitenwänden, doch nur zum Theil, von dem Lumen der Kopfhöhle ab. Es wäre nicht unwahrscheinlich, dass dieser Theil dem oben beschriebenen Hals der Kopfhöhle entsprechen könnte, der jetzt, nachdem die Ausdehnung der Wand der Kopfhöhle eine geringere geworden ist, sich wieder abgrenzen kann. Vielleicht handelt es sich hier um ähnliche Verhältnisse, wie sie Orr (13) für Anolis sagraei mit folgenden Worten beschreibt: „At a late period in the duration of the head-cavities, at that end of each cavity nearest the mouth, a transverse constriction appears in the median wall, as if the cavity were to be divided into two, — one smaller anterior and one larger posterior cavity."

Unter fortschreitender Muskelbildung verengt sich die Kopfhöhle immer mehr. In Serie 19 ist im Schnitt Fig. 9 auf zwei Seiten des Dreiecks kein Epithel mehr, sondern auswachsende Muskelfasern zu erkennen, während das Epithel der gegen das Auge gelegenen Seite a erhalten bleibt. Zuletzt bleibt die Höhle noch in Serie 23 als schmale Spalte sichtbar, während ich in den jüngeren Serien 21 und 22 nichts mehr von einem Lumen auffinden konnte.

Wollte ich einen Vergleich zwischen der Bildung der Rumpfmuskulatur aus Myotomen und der Augenmuskeln aus der aus dem ersten Vorderkopfsomiten entstandenen Kopfhöhle ziehen, so würde ich die dem Auge anliegende Seite auf Grund meiner Beobachtungen mit der lateralen Seite des Myotoms identificiren. Warum es jedoch dann bei diesem Entwicklungsvorgang zu einer solchen Vergrösserung der das ganze Bild so verdeckenden Kopfhöhle kommt, war mir nicht ersichtlich. Es bleibt die Frage, welche Bedeutung das excessive Wachsthum der Kopfhöhle bei Reptilien hat, noch zu lösen.

Schon zu sehr früher Zeit, in Serie 8, ist der Oculomotorius an die Wand der Kopfhöhle getreten. Es geschieht dies zu einer Zeit, in welcher die Kopfhöhle noch im Wachsen begriffen ist. Da der Oculomotorius von der ventralen Seite des Mittelhirns entspringt und dieses durch die Kopfkrümmung der Kopfhöhle angenähert liegt, so ist die Bahn dieses Nerven eine sehr kurze.

Ich beschreibe jetzt die Entwicklung desjenigen Theils, welcher später, wie van Wijhe (10) nachwies, den Musculus rectus externus bildet.

Bei Betrachtung von Fig. 2 aus Serie 2 kann man im Mesoderm beiderseits drei Bezirke abgrenzen. Der vorderste Bezirk ist der, in welchem in dieser Figur und Fig. 1 der erste Somit liegt. Der ganze hintere Abschnitt scheidet sich in zwei Bezirke, deren Grenzlinie beiderseits von der Mittellinie lateral und wenig cranialwärts zieht. Die drei Bezirke stehen in einer Beziehung zur Entwicklung der drei ersten Vorderkopfsomiten.

In dem hinteren dieser Abschnitte zeigt sich eine besondere Anordnung des Mesoderms, es scheint von der Chorda auszustrahlen. Verfolgt man die Schnittserie weiter, so findet man eine Strecke weit vor dem Gehörgrübchen, etwa in der Höhe des aus der Ganglienleiste noch nicht deutlich differencirten Trigeminus, eine wenig deutliche Anhäufung der Mesodermzellen zu beiden Seiten des Hinterhirns. Mehr konnte ich in diesem Stadium von dem, woraus sich in späteren Stadien der dritte Vorderkopfsomit entwickelt, nicht wahrnehmen.

Noch weniger scharf als in diesem Stadium war mir in den folgenden Serien 3 und 4 eine Abgrenzung möglich. Es mag dies damit in Zusammenhang stehen, dass durch das starke Wachsthum des Trigeminus, der hier beginnt sich an mehreren Stellen an die Epidermis anzunähern und mit derselben in Verbindung zu treten, das Bild verdeckt wird.

In der folgenden Serie 5 werden die Verhältnisse klar, es findet sich eine Stelle im Mesoderm, an welcher die Zellen die eigenthümliche Anordnung zeigen, welche den Somiten charakterisiren: Radiär gestellte Zellen in dichter Anreihung um einen kleinen Hohlraum Fig. 10 S_3. Die Zellen enthalten viel sich mit Eosin tingirendes Protoplasma und lassen nur kleine Lücken zwischen sich. Dies macht den Somiten schon bei schwacher Vergrösserung an mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Präparaten als dunkel tingirte Stelle kenntlich.

Dieser Somit entspricht dem dritten Somiten der Selachier. Als Beweis hierfür bemerke ich vorgreifend, dass sich aus diesem Somiten später der Musculus rectus externus bildet.

Die Lage des Somiten ist in diesem Stadium wenig caudal-

wärts hinter dem Ursprung des Trigeminus und seines Ganglions Fig. 10, T. V, aus dem Gehirn; nicht in der Höhe des Trigeminusganglion, vielmehr etwas ventral und medial von demselben. Deutlich zeigt die Lage der Sagittalschnitt Fig. 10. Der Somit liegt ganz isolirt im lockeren Gewebe, ohne einen wahrnehmbaren, ihn mit der Mitte verbindenden Stiel.

Cranialwärts vom Somiten findet sich eine kleine kompakte Zellanhäufung Fig. 10 a ohne erkennbare Structur. Dieselbe in Verbindung mit dem Somiten deutet gleichsam jetzt schon den Weg an, welchen die später aus dem Somiten hervorgehende „solide Zellmasse" van Wijhe's einschlagen wird, um gegen das Auge zu wachsen.

Das folgende Stadium Serie 6 zeigt gleichfalls den dritten Somiten. Die Höhle desselben ist in diesem Stadium sehr klein, doch als solche wahrzunehmen; deutlicher ist die radiäre Anordnung der Zellen.

Dass ich diesen Somiten in zwei Stadien fand, beweist keineswegs, dass die Zeitdauer, während welcher er in der Entwicklung zu finden ist, eine sehr lange ist, da die beiden Stadien, nach der Entwicklung aller Organe zu schliessen, offenbar einander sehr nahe stehen. Ich habe diese Stadien trotz ihrer geringen Unterschiede doch beide in meine Liste eingereiht, weil eben beide den dritten Somiten aufweisen.

Ich weise noch besonders darauf hin, dass dieser Somit später erscheint als der erste, dass also hier offenbar im Zusammenhang mit den geänderten Entwicklungsverhältnissen auch mit der Regel gebrochen wurde, dass die Segmentirung vom Nacken nach hinten und vorn fortschreitet.

Im folgenden Stadium Serie 7 finde ich an Stelle des Somiten nurmehr die Mesodermzellmasse, welche die früheren Beobachter beschrieben haben. Ueber das weitere Schicksal dieses Gebildes habe ich den Schilderungen van Wijhe's und Hoffmann's nur weniges zuzufügen.

In der Serie 7 und den folgenden Serien wird das Zellhäufchen, das sich schon in Serie 5 vor dem dritten Somiten liegend doch im Zusammenhang mit demselben abgrenzen liess, deutlicher. Während des Wachsthums ist dasselbe stets cranialwärts gerichtet, während das allmählich sich verbreiternde und

lockere Gewebe der aus dem dritten Somiten hervorgegangenen Zellmasse nach hinten liegt.

Indem die Zellmasse cranialwärts wächst, nimmt sie an Umfang zu. In Serie 15 hat dieselbe das vordere Ende der Anlage des Trigeminusganglion weit überholt und kommt nahe an die Kopfhöhle heran. In spätern Stadien ändert die Zellmasse ihre Wachsthumsrichtung etwas nach der lateralen Seite, um als Musculus rectus externus mit dem Auge in Verbindung zu treten.

Von Serie 21 an konnte ich den Abducens vom Gehirn bis zu seinem Muskel verfolgen.

Ich glaube, dass es durch die Angabe Hoffmann's (15 p. 1943), dass bei Lacerta in späteren Stadien die in früheren Stadien vorhandenen beiden kleinen Zellmassen innig verschmelzen, möglich wird, die von ihm beschriebenen, oben wiedergegebenen Befunde mit dem was ich bei Anguis fragilis sah, in Parallele zu stellen. Doch habe ich hervorzuheben, dass ich eine Trennung der beiden Zellmassen, so wie sie Hoffmann bei den von ihm untersuchten Thieren beschreibt, bei Anguis fragilis nicht fand.

Ich habe noch auf die Vorgänge einzugehen, welche zur Bildung des Musculus obliquus superior führen. Es war mir nicht möglich, hier einen so klaren Einblick zu gewinnen, wie in die bisher beschriebenen Verhältnisse. Ich schildere daher im Folgenden das was ich sehen konnte, nur kurz.

Die Stelle, an welcher die erste Abgrenzung der Gebilde zu suchen ist, aus welchen der Musculus obliquus superior entsteht, ist im bisher Besprochenen schon gegeben. Es ist zu suchen zwischen erstem und drittem Somiten, da bei Selachiern sich dieser Muskel aus dem zweiten Vorderkopfsomiten bildet.

In Serie 2 Fig. 2 würde diese Stelle entsprechen dem sich abgrenzenden oben beschriebenen mittleren Bezirk des Mesoderms. In der That findet sich hier schon in Serie 1 ein Gebilde, dessen Bau mit dem eines Somiten übereinstimmt. Der Schnitt, welchen Fig. 11 darstellt, liegt wenige Schnitte caudal von dem Schnitt, welchem die den ersten Somiten zeigende Figur 1 entnommen ist. In Folge der Kopfkrümmung fällt die in Figur 1 nur im Anschnitt getroffene Chorda hier zweimal in den Schnitt, vorn ihr verbreitertes Ende und hinten der caudalwärts verlaufende

Theil derselben. An dieser Stelle tritt beiderseits eine besondere Anordnung im Mesoderm auf. Die Zellen sind radiär um ein Lumen gestellt, das Ganze ist scharf gegen die Umgebung abgegrenzt. Das Lumen ist an zwei auf einander folgenden Schnitten erkennbar. Es macht dieses Gebilde seinem Bau nach den Eindruck eines Somiten. (Fig. 11 S_3.)

Dieser Somit, der etwas kleiner ist, als der erste, verbindet sich nicht wie dieser durch einen Stiel in der Mittellinie mit dem der andern Seite und steht auch nicht mit Chorda und Darm im Zusammenhang, sondern liegt frei zu beiden Seiten dieser Organe. Der Somit liegt, nur durch wenig Gewebe von den unpaaren Organen der Axe getrennt, dieser nahe.

In der folgenden Serie 2 konnte ich an derselben Stelle nurmehr ein Zellhäufchen erkennen, welches ich in den nächstälteren Serien nicht mehr auffand. Einen Zusammenhang zwischen diesem Gebilde und denjenigen Gebilden, aus welchen sich später der Musculus obliquus superior bildet, konnte ich nicht nachweisen.

In Serie 10 finde ich über der ersten Kiemenspalte, etwas mehr lateral als das eben beschriebene Gebilde, eine strahlige Anordnung im Mesoderm, einerseits gehen die Strahlen auf ein Lumen zu, welches ich andererseits, wo die Strahlung gleichfalls deutlich ist, nicht auffinden konnte. Das Mesoderm, das der obern Wand der ersten Kiemenspalte aufliegt, bildet ein dichtes Gewebe. Von diesem lässt sich das beschriebene Gebilde nur schwer abgrenzen. Im Vergleich zum ersten und dritten Somiten springt dieses Gebilde nur wenig in's Auge. Ich würde es daher vielleicht nicht beachtet haben, wenn nicht noch ein Umstand in Betracht käme. Hoffmann (15) findet seine Homologa des dritten und zweiten Somiten bei Lacerta beide in demselben Stadium. Da das eben beschriebene Gebilde bei Anguis fragilis nur wenig später als der dritte Kopfsomit auftritt und auch der Lage nach sich mit dem zweiten Kopfsomiten der Selachier identificiren liesse, habe ich es erwähnt. In den folgenden Stadien habe ich nichts mehr von diesem Gebilde aufgefunden.

Die ersten deutlichen Anfänge des Musculus obliquus superior finde ich in Serie 14 und 16 als eine zwischen Auge und Trigeminusganglion (welche beide sich im Schnitt, wenn man die Kopfkrümmung nicht berücksichtigt, nahe liegen) lateral vom

Mittelhirn liegende Zellmasse. Bald (in Serie 18) kommt es auch hier zu einer Bildung, welche beim dritten Somiten schon mit dem Auftreten des Somiten und deutlicher nach dem Schwinden desselben sichtbar geworden war. Es sondert sich ein kleines compaktes Zellhäufchen aus der Masse heraus auf der Seite gegen das Auge hin. Dasselbe ist in dem gegen das Auge wachsenden Muskel noch lange kenntlich.

Das von Hoffmann (17) bei Reptilien zuerst nachgewiesene Trochlearisganglion konnte ich bei Anguis fragilis in der Serie 14 und in den folgenden Serien auffinden. In Serie 24 konnte ich den Nervus trochlearis vom Gehirn bis zum Musculus obliquus superior verfolgen. Diese Verhältnisse scheinen mir in Einklang zu stehen mit den bei Selachiern beobachteten, bei welchen der Trochlearis von Marshall, Spencer und van Wijhe (7) gleichfalls erst in späten Stadien aufgefunden wurde.

Nach dem Geschilderten bietet Anguis fragilis für den zweiten Somiten durchaus nicht die klaren Verhältnisse wie für den ersten und dritten. Es ist dies auffallend, da nach Hoffmann bei Lacerta hier klarere Verhältnisse bestehen. Die Abbildung Hoffmann's (15 Taf. 147. Fig. 1, 2 ks.) zeigt eine ziemlich grosse Höhle, welche von zwei concentrischen Reihen von Zellen umgeben wird. Die Grösse der Höhle liesse daran denken, dass es sich hier um eine kleine Kopfhöhle handeln könnte. Die Bildung einer Kopfhöhle aus dem zweiten Somiten oder an seiner Stelle wäre wohl denkbar, da es sogar bei Schwimmvögeln, wie van Wijhe (10) nachgewiesen hat, zur Bildung einer solchen zweiten Kopfhöhle kommt.

Ich habe im Vorstehenden zu schildern gesucht, wie bei Entwicklung von Anguis fragilis drei Vorderkopfsomiten auftreten und was deren weiteres Schicksal ist. Ich habe verfolgt, dass die Wege, welche zur Bildung von Muskeln aus den Somiten führen, höchst eigenartige sind. Dieselben unterscheiden sich so wesentlich von der Art und Weise, wie sich aus Rumpfsomiten Muskeln bilden, dass es eben nur der histologische Bau und die Art der ersten Entstehung dieser vorübergehend im Mesoderm auftretenden Somiten gestattet, an der Deutung festzuhalten, dass es sich hier in der That um Somiten handelt. Weiterhin habe ich die Gründe angeführt, welche mich veranlassten, diese Somiten

mit den drei ersten Vorderkopfsomiten der Selachier gleichzustellen.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Bei der Entwicklung von Anguis fragilis bilden sich drei Vorderkopfsomiten.

2. Dieselben entsprechen nach ihrer Reihenfolge den drei ersten Vorderkopfsomiten der Selachier.

3. Aus dem ersten dieser Somiten wird die Kopfhöhle von Anguis fragilis, aus der sich wie bei Selachiern vom Oculomotorius innervirte Augenmuskeln entwickeln.

4. Der zweite Somit abortirt so früh, dass eine Beziehung desselben zum Musculus obliquus superior und dem denselben innervirenden Trochlearis, welcher sehr spät mit seinem Muksel in Verbindung gefunden wird, nicht mehr erkannt werden konnte.

5. Der dritte Somit bildet sich bei Anguis fragilis etwas später als der erste, aus ihm entsteht hernach die Mesodermzellmasse, aus der sich der Musculus rectus externus bildet.

6. Da bei Selachiern die Somiten 4 und 5 früh abortiren, daher bei Reptilien kaum mehr zu erwarten sind, und die Somiten 6—9 der Selachier bei Reptilien durch van Wijhe bereits aufgefunden sind, so ergänzen die obigen Befunde dies insoweit, dass sie ermöglichen, die dorsale Mesodermgliederung des Reptilienkopfes auf die des Selachierkopfes zurückzuführen.

Literatur-Verzeichniss.

1. 1875. A. Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke.
2. 1878. F. M. Balfour, A monograph on the development of elasmobranch fishes. London.
3. 1879. W. B. Scott und H. F. Osborn, On some Points in the early Development of the common Newt Quart. Journ. Vol. 19.
4. 1881. F. M. Balfour, Handbuch der vergleichenden Anatomie, übers. von B. Vetter-Jena.
5. „ M. Marshall, On the Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranchs. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXI,

6. 1881. M. Marshall and B. Spencer, Observations on the cranial Nerves of Scyllium. Quart. Journ. of Micr. Sc. Vol. XXI.

7. 1882. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam.

8. 1883. G. Born, Eine frei hervorragende Anlage der vorderen Extremität bei Embryonen von Anguis fragilis. Zoolog. Anz. No. 150.

9. 1886. C. K. Hoffmann, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb. 11. Bd.

10. „ van Wijhe, Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilienembryonen. Zool. Anz. IX. Jahrg. No. 237.

11. „ van Wijhe, Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. Zool. Anz. Jahrg. IX. No. 238.

12. 1887. A. Froriep, Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Anat. Anz. (vergl. dort die weiteren Arbeiten Froriep's über dieses Thema).

13. „ H. Orr, Contribution to the embryology of the lizard. Journ. of Morph. Vol. I. Boston.

14. 1888. A. Götte, Ueber die Entwicklung von Petromyzon fluviatilis. Zool. Anz. No. 275.

15. „ C. K. Hoffmann in Bronn's Klassen und Ordnungen des Thierreiches. 6. Bd. III. Abtheilung. Reptilien.

16. „ A. Ostroumoff, Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechse. (Phrynocephalus helioscopus Pall.). Arb. d. Gesellsch. d. Naturf. an d. Kais. Kasaner Universität. Bd. XX, Heft 3. (Russisch.) — In diese russisch geschriebene Arbeit gewann ich Einsicht durch die gütige Interpretation meines Freundes A. Böhm, dem ich hierfür danke.

17. 1889. C. K. Hoffmann, Ueber die Metamerie des Nachhirns und Hinterhirns und ihre Beziehung zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilienembryonen. Zool. Anz. 12. J. No. 310.

18. 1890. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. XV. Neue Grundlage zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheilung aus der zool. Station zu Neapel. 9. Bd. III. Heft.

19. „ E. Selenka, Das Stirnorgan der Wirbelthiere. Biolog. Centralbl. X. Bd. No. 11.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXX.

Sämmtliche Zeichnungen wurden von C. Krapf, Universitätszeichner in München, ausgeführt unter Benützung eines Zeichenprismas zur Anlage. Gezeichnet wurde mit Leitz Tubuslänge 160 mm in Tischhöhe mit den jeweilig angegebenen Systemen.

Es entsprechen demnach Fig. 2—9 80facher, Fig. 10 135facher und Fig. 1 und 11 325facher Vergrösserung. In Fig. 2—9, welche bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind, zeigen Kerne derselben Gewebe in den einzelnen Figuren etwas verschiedene Grösse. Ein solcher Unterschied ist auch in den Schnittserien, nach welchen gezeichnet wurde, vorhanden.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

Vh	Vorderhirn.	E	Epidermis.
Hh	Hinterhirn.	S_1	Erster Kopfsomit.
A	Auge.	S_2	Zweiter Kopfsomit.
Ch	Chorda.	S_3	Dritter Kopfsomit.
D	Darm	K	Kopfhöhle.

Fig. 1. Obj. 7. Oc. I. Querschnitt aus Serie 1. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Zeigt den ersten Vorderkopfsomiten S_1. St. Stiel desselben. z. Zellhäufchen am lateralen Rand des Mesodermflügels.

Fig. 2. Obj. 4. Oc. I. Querschnitt aus Serie 2. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Uebersichtsbild zeigt den ersten Kopfsomiten S_1 beiderseits. Der Stiel desselben zeigt die Auftreibung h. a und b die beiden hinteren Bezirke, welche sich im Vorderkopfmesoderm abgrenzen lassen. z Zellhäufchen am lateralen Rand des Mesodermflügels. z^1 Zellmasse, an deren Stelle sich in Stadium 1 Fig. 11 der zweite Vorderkopfsomit befand. P Praechordalplatte.

Fig. 3. Obj. 4. Oc. I. Querschnitt aus einer Serie, welche der Serie 2 in der Entwicklung nahesteht (von demselben Mutterthier). Fixirung: Sublimat-Eisessig. Zeigt die Verbindung st der Stiele der beiden ersten Kopfsomiten.

Fig. 4. Obj. 4. Oc. I. Querschnitt aus Serie 3. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Zeigt die aus dem Somiten entstandene Kopfhöhle K mit Hals h. m dichteres Mesoderm in der Umgebung der Kopfhöhle.

Fig. 5 und 6. Obj. 4. Oc. I. Schiefschnitte aus Serie 4. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Der Stiel St der Kopfhöhle steht einerseits mit der Chorda in Verbindung, andererseits zeigt derselbe den Anschnitt des Halses h. g Geronnener und mit Hämatoxylin gefärbter Inhalt der Kopfhöhle.

Fig. 7. Obj. 4. Oc. I. Querschnitt aus Serie 9. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Uebersichtsbild, zeigt die Grösse der Kopfhöhlen im Vergleich zum Auge.

Fig. 8. Obj. 4. Oc. I. Querschnitt aus Serie 17. Fixirung: Sublimat-Chromsäure. Die Kopfhöhle zeigt auf dem Schnitt Dreieckform. Seite a mit wohlerhaltenem Epithel, Seite b in Muskelbildung begriffen.

Fig. 9. Obj. 4. Oc. I. Querschnitt aus Serie 19. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Kopfhöhle dem Schwinden nahe. Das Epithel der Seite a ist noch deutlich. h wieder hervortretender Hals.

Fig. 10. Obj. 5. Oc. 0. Sagittalschnitt aus Serie 5. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Zeigt den dritten Vorderkopfsomiten S_3. a Zellmasse, welche cranial von dem Somiten sich abgrenzen lässt. T Trigeminusganglion. V Trigeminus. g Acusticofacialis ganglion. O Ohrbläschen steht durch Stiel St noch in Verbindung mit der Epidermis E. m Mundhöhlenepithel.

Fig. 11. Obj. 7. Oc. I. Querschnitt aus Serie 1. Fixirung: Sublimat-Eisessig. Zeigt den zweiten Vorderkopfsomiten S_2. Ch^1 vorderes verbreitertes Ende der Chorda.

Bemerkungen zu Ischikawa's Umkehrungs-Versuchen an Hydra.

Von

August Weismann.

Hierbei 8 Holzschnitte.

M. Nussbaum hat in dieser Zeitschrift vor Kurzem die Arbeit von Ischikawa „Trembley's Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt“ [1], einer Beurtheilung unterzogen [2]. Der nicht orientirte Leser muss aus derselben den Eindruck erhalten, als sei diese Arbeit eine überflüssige gewesen, in der im besten Falle nur eine Bestätigung der schon von Nussbaum erhaltenen Resultate zu finden sei.

Da ich diese Ansicht nicht theile, vielmehr die Resultate Ischikawa's für neu und werthvoll halte, so übernehme ich es um so lieber, diese Arbeit gegen ihren Angreifer in Schutz zu nehmen, als ihr Urheber inzwischen in sein Vaterland Japan

1) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 49. 1890.

2) „Die Umstülpung der Polypen. Erklärung und Bedeutung dieses Versuchs.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35. 1890.

zurückgekehrt ist, wo es ihm schwer fallen würde, Herrn Nussbaum in deutscher Sprache zu antworten. Ich fühle mich dazu sogar einigermassen verpflichtet, da dieselbe unter meinen Augen in meinem Institute entstanden ist. Ich habe Herrn Ischikawa dieses Thema vorgeschlagen, weil mir die 1887 erschienene Arbeit M. Nussbaum's über dieselben Fragen noch keinen befriedigenden Abschluss gebracht zu haben schien. Wohl hatte Nussbaum die erste Hauptfrage entschieden, nämlich die: ob umgestülpte Hydren in diesem Zustande weiter leben, ob also das Entoderm die Funktionen des Ektoderm übernehmen kann. Er hatte gezeigt, dass dies nicht geschieht, dass vielmehr die umgestülpten Polypen stets die ursprüngliche Lagerung ihrer Leibesschichten wieder herstellen, auch dann selbst, wenn man sie an der Zurückstülpung durch eine quer durch ihren Körper gesteckte Borste zu hindern suchte, allein über die Art und Weise, in welcher die ursprüngliche Lagerung der Schichten in diesen Fällen wieder hergestellt wird, schien mir durch Nussbaum's Darlegungen keine volle Sicherheit und Klarheit gewonnen zu sein. Auch hielt ich es für erspriesslich, durch Versuche weiterhin noch festzustellen, welche Rolle die sogen. „intermediären" Zellen des Ektoderms bei der Regeneration spielen.

Nach der neuesten Kundgebung Nussbaum's wäre nun die feine Untersuchungsgabe Ischikawa's vergeblich von mir in Bewegung gesetzt worden, insofern dadurch Nichts, als eine überflüssige Bestätigung Nussbaum'scher Ansichten erzielt worden sei.

Bevor ich in die Untersuchung darüber eintrete, ob dem wirklich so ist, möchte ich nur vorausschicken, dass meiner Meinung nach Nussbaum nicht nöthig gehabt hätte, in der „Form" der Ischikawa'schen Arbeit einen persönlichen Angriff zu sehen und demgemäss in gereiztem Ton zu erwidern. Nichts lag dem Wesen des Schreibenden wohl ferner, als persönliche Polemik, wohl aber war derselbe nur wenig gewandt im Gebrauch der deutschen Sprache und hat Vieles deshalb allzu kurz und auch nicht immer geschickt ausgedrückt. — Ich bedaure jetzt, dass ich damals verhindert war, mich an der Redaktion des Aufsatzes zu betheiligen oder denselben stylistisch zu überarbeiten.

Was nun das Sachliche betrifft, so handelt es sich zuerst um die Art und Weise, in welcher umgestülpte und mit einer

Borste quer durchbohrte Polypen zur normalen Lagerung ihrer Leibesschichten wieder zurückkehren. Ischikawa suchte zu zeigen, dass die Borste nur scheinbar ein Hinderniss für die Umstülpung ist, dass sich in Wahrheit der Polyp an der einen Seite der quer durch seinen Körper gesteckten Borste hervorstülpt, was natürlich nur dann vollständig gelingen kann, wenn die Substanz des Thieres an der andern Seite schliesslich einreisst, um sich nach dem Durchpassiren der Borste wieder zusammenzuschliessen. Nussbaum versteht, soweit ich sehe, diese Erklärung des Vorgangs ganz wohl, bestreitet aber, dass sie neu und von der seinigen verschieden sei. Ischikawa sei „prinzipiell seiner (Nussbaum's) Ansicht, obwohl in seiner (Ischikawa's) Abhandlung das Gegentheil behauptet“ werde.

Ich muss gestehen, dass ich sehr überrascht war, als ich diese Behauptung las. Wenn mir auch nicht die ganze Nussbaum'sche Abhandlung mehr im Gedächtniss war, so erinnerte ich mich doch sehr gut, dass dort fortwährend von einem „Herauskriechen“ der im Innern des umgestülpten Polypen liegenden Ektodermzellen „aus den Stichöffnungen“ der fixirenden Borste und vom Mundrand her die Rede ist und ich hatte daraus ganz wie Ischikawa die Vorstellung entnommen, Nussbaum lasse die Restitution des umgestülpten Polypen durch aktive Wanderung der Ektodermzellen erfolgen. Sehe ich jetzt die Abhandlung nach, so finde ich auf S. 342: „Eine Hydra grisea 10 Uhr Morgens umgestülpt. Auf Draht befestigt, ist nach 2 Stunden das Ektoderm von der Gegend der Mundöffnung und der Tentakel merklich nach abwärts über das Entoderm hingekrochen“ u. s. w. Ferner S. 342 unten: „Der umgekehrte und verstümmelte Polyp dehnt sich und zieht sich zusammen, ohne den Draht verlassen zu können. Nach 20 Minuten hat sich das Ektoderm von der vorderen Wundfläche aus nach abwärts geschoben und ist von den beiderseitigen Stichöffnungen mit unregelmässigen Grenzen als dünne Schicht hervorgekrochen.“ Aehnliche Stellen finden sich noch vielfach, besonders auch in der Tafelerklärung, und Niemand wird sie anders verstehen können, als wir sie verstanden haben. Dann aber folgt die von Nussbaum jetzt als Beweis für unser Verkennen seiner Ansicht citirte Stelle: „Da man nun das allmähliche Vorwärtsschieben des fertigen Ektoderm von den Punkten aus, wo ein einfaches Ueberwandern möglich ist,

direkt unter dem Mikroskop verfolgen kann, so könnte man glauben, das Ektoderm vollziehe diese Wanderung ganz allein. Das ist aber nicht richtig. Doch kann der wahre Sachverhalt erst an . . . . . Schnitten . . . . erkannt werden.“ Nun folgt die Schilderung solcher Schnitte, welche zu der etwas unbestimmt formulirten Ansicht führt: dass „das Ektoderm mit der Stützlamelle und wie man annehmen muss, auch mit dem zugehörigen Entoderm über das vorher nach aussen verlagerte Entoderm hinzieht, bis schliesslich aussen kein Entoderm mehr frei zu Tage liegt.“ Jetzt ist also Nussbaum bei der Ansicht angelangt, dass an diesen Stellen eine partielle Umkrempelung stattfinde. Die Beweise dafür sind schwach und die Kritik, welche Ischikawa gegen die beweisende Kraft der Nussbaum'schen Schnitte richtet, möchte wohl sehr gerechtfertigt sein. Aus den Stichöffnungen, welche die Borste verursachte, soll eine Herausstülpung der Leibeswand in ihren beiden Schichten mit Stützlamelle stattfinden. Das ist jedenfalls nicht ohne doppelte Zerreissung der Stützlamelle möglich, oder wie sollte aus dem engen Loch heraus dieses Blatt sammt den beiden aufliegenden Zellenschichten sich so herausschieben können, dass es dann die äussere Fläche des Polypen ganz bedeckt. Ich glaube mit Ischikawa, dass sich Nussbaum hier einfach geirrt hat, dass aus dem Stichkanal keine Zurückstülpung erfolgt, und dass der weisse Schleier, den Nussbaum beschreibt und abbildet, wie er sich vom Stichkanal aus über die Aussenfläche des umgestülpten Polypen hinzieht (s. a. a. O. Taf. XIX, Fig. 104), entweder auf einer Quellung der Entodermzellen durch Wirkung des Wassers, oder auf einer wirklichen Auswanderung später zu Grunde gehender Ektodermzellen beruht, die aber mit der eigentlichen Restitution der Schichten nichts zu thun hat. Wie sollte denn auch eine Rückstülpung zugleich vom Mundrand her und von den beiden Stichöffnungen aus geschehen können, wie es Nussbaum annimmt? Dabei müsste doch entschieden der ganze Polyp mehrfach zerreissen und, wenn nicht ein völliges Auseinanderfallen der verschiedenen Stücke eintreten sollte, müssten sich die Zellen beider Schichten vollkommen von einander lösen, um sich dann neu wieder anzuordnen. Das wäre dann aber keine Umstülpung mehr, sondern ein Neubau des Körpers aus seinen Elementen.

Freilich nennt Nussbaum seine „Rückstülpung“ eine

„heimliche“ —, „da die ohne Weiteres sichtbare Rückstülpung, die ohne den fixirenden Draht sich ereignet, verhindert wird“, und hier tritt der Gegensatz zu der Anschauung Ischikawa's deutlich hervor, der auf einer unklaren Vorstellung von dem, was man Umstülpung nennen kann, beruht und der sich durch die ganze Nussbaum'sche Abhandlung hinzieht bis hinein in seine heutige Polemik. Er hat eben zwei Erklärungen, die eine behauptet eine Rückstülpung, die andere eine „Umlagerung“ der Zellen. Wie sollte denn, falls eine wirkliche Rückstülpung im Sinne Ischikawa's stattfindet, dieselbe durch die Borste versteckt und zu einer „heimlichen“ gestaltet werden? Sie ist in der That gradeso öffentlich, wie die Rückstülpung ohne Borste, geht aber in einer veränderten Art vor sich, wie dies aus den Abbildungen Ischikawa's besser, als aus seiner Beschreibung zu ersehen ist. Grade die in ihrer Deutung von Nussbaum beanstandeten Bilder von Fig. 14—18 geben davon eine ganz klare Vorstellung. Ich gebe die Bilder hier in schematischer Umarbeitung wieder, indem ich die Nummern der Ischikawa'schen Abhandlung beibehalte. Fig. 14 zeigt den

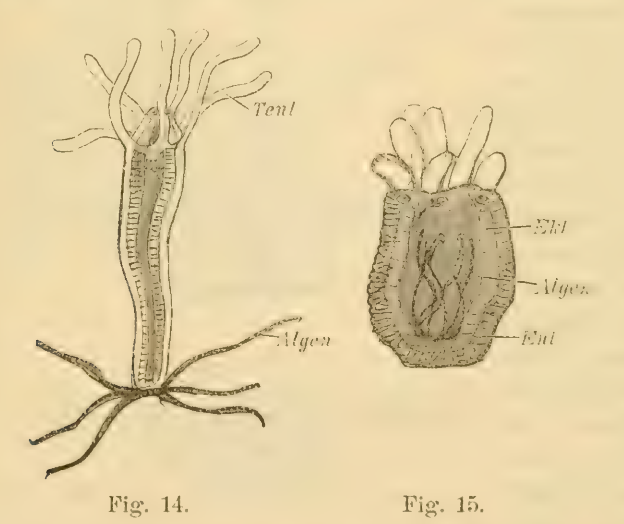


Fig. 14. Fig. 15.

Polypen in normaler Stellung auf einigen Algenfäden sitzend; Fig. 15 denselben umgestülpt, Entoderm aussen, Ektoderm innen; man sieht vorn die Oeffnungen, welche in die Höhlen der Tentakel führen; die dem Fuss anklebenden Algenfäden liegen im

Innern der Einstülpungshöhle. Nun beginnt die Zurückstülpung: Der Fuss zieht sich ein und stülpt sich um, Ektoderm aussen, Entoderm innen. In Fig. 16 liegt er noch im Innern des Polypen, aber die an ihm haftenden Algenfäden treten schon zwischen den Tentakeln hervor; in Fig. 17 hat sich die Spitze des Fusses schon zwischen den Tentakeln hervorgeschoben. Dies kann nur so erfolgt sein, dass der Fuss an der einen Seite der Borste sich vorbeischob, wie dies der ideale Querschnitt Fig. 17 B verdeutlicht, und die weitere Zurückstülpung kann nur dadurch erfolgen, dass an der der Borste zugewandten Seite des sich rückstülpenden Körpers durch den starken Zug des sich gewaltsam zwischen d. Tentakeln vorstreckenden Fusses ein Riss in der Körperwand entsteht, genügend gross, um diese Rückstülpung zu ermöglichen, aber nicht nothwendigerweise so gross, dass die Borste ganz herausfällt, obwohl auch dies möglich scheint. In Fig. 18

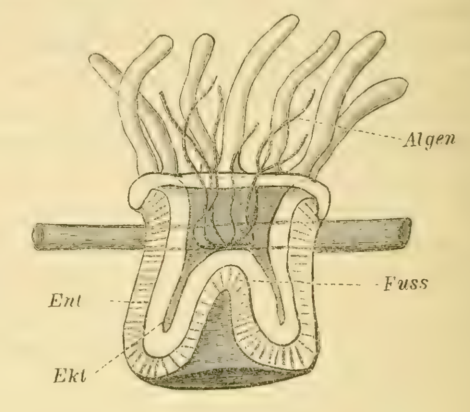


Fig. 16.

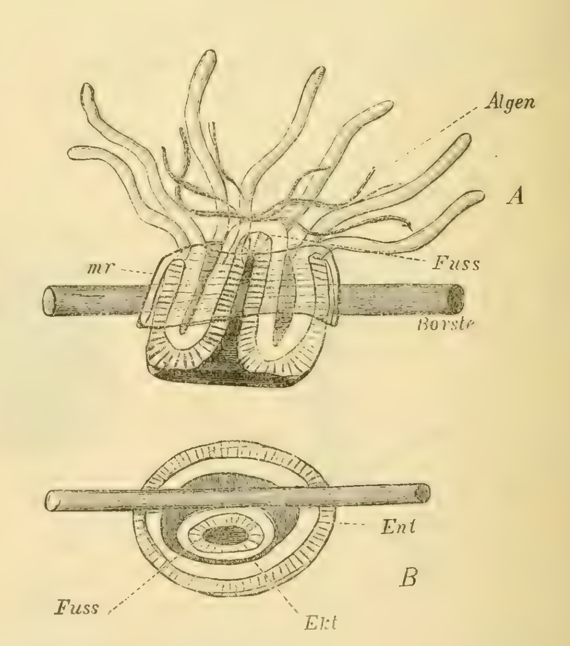


Fig. 17 A. B.

sitzt sie noch immer an der einen Seite der Mundöffnung fest. Die Restitution ist also in der That eine wirkliche und sichtbare Umstülpung und Nussbaum gibt eine durchaus irrige Erklärung ihres Vorgangs, wenn er meint, „das vordere Ende stülpe sich nicht, wie Ischikawa meint, nach aussen und hinten um, sondern die Theile verlagerten sich in der Weise, dass aus dem Innern immer mehr von den Leibesschichten allmählich über den an der grobsinnlich wahrnehmbaren Umstülpung durch den Draht gehinderten Mundrand nach abwärts oder hinten geschoben wurden.“ Da haben wir eben wieder die „Verlagerung“, zwischen welcher und der Zurückstülpung Nussbaum hin und her pendelt.

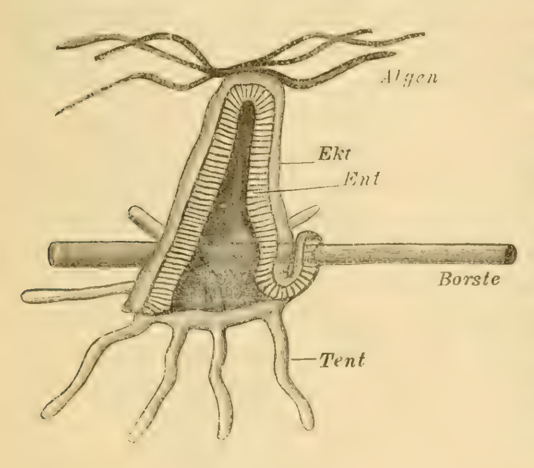


Fig. 18.

Der freie Mundrand m stülpt sich allerdings um, wie man in Fig. 17 sieht, aber freilich kann er dann, durch die Borste gehindert, in dieser Richtung nicht weiter, sondern bleibt stehen und wartet, bis die Umstülpung von dem zwischen den Tentakeln sich hervorstülpenden Fuss aus vollendet ist. Dies ist in Fig. 18 geschehen, ein Bild, welches ich in umgekehrter Stellung gezeichnet habe wie Ischikawa, um den Zusammenhang des ganzen Vorgangs noch anschaulicher zu machen. Nussbaum denkt sich, dass der freie Rand m, den ich für den ausgedehnten Mundrand halte, allmählich nach abwärts rücke, um schliesslich den Fuss zu bilden, und zwar soll dies darauf beruhen, dass „immer mehr von den Leibesschichten“ — „allmählich über den Mundrand nach abwärts oder hinten geschoben“ werde. Wie so etwas auf andere Weise geschehen könnte, als durch selbstständige Wanderung von Zellen, die aus dem eingestülpten Ektoderm herkommen, zwischen den Tentakeln durchwandern und nun sich auf dem umgestülpten Entoderm auflagern — also auf einer

„Verlagerung“ der Elemente, auf einem gänzlichen Umbau der Leibeswand, das wird Niemand begreifen können, und gerade diese Anschauung ist es, welche Ischikawa bekämpfte, indem er mit vollem Recht zweifelte, ob nicht dieses „Herauskriechen der Ektodermzellen und ihrer Anordnung zu einem neuen Ektoderm diesen Zellen eine etwas allzu grosse Selbstständigkeit und Einsicht zumuthete.“

Aber freilich, mit einem Gegner, der Proteus-artig seine Gestalt wechselt, ist schwer zu rechten. Bekämpft man seine „Verlagerung“, so hält er einem entgegen, dass er ja klar und deutlich das Wort „Zurückstülpung“ gebraucht habe und dass man mit dem Beweise, es handle sich hier um eine echte und wahrhaftige Rückstülpung, nichts Anderes sage, als was auch er behaupte. Sucht man aber diese Rückstülpung und ihren Verlauf nachzuweisen, so findet man damit nur geringen Beifall, denn nun verwandelt sich die Rückstülpung in eine „heimliche“, welche bei genauerem Zusehen überhaupt keine Rückstülpung ist, sondern das Gegentheil davon: eine „Verlagerung“. Oder was sollte es sonst heissen, wenn Nussbaum, nachdem er zuerst Ischikawa als seinen Nachtreter hingestellt hat, zuletzt sagt: „Also ganz so einfach, wie Ischikawa sich den Vorgang (der Rückstülpung) denkt, ist er doch wohl nicht.“ — „Ist der umgestülpte Polyp von einem Draht durchbohrt, so wird das Zurückstülpen modificirt“ . . . . „Die Leibesschichten kriechen gradezu an den Stellen, wo ihnen überhaupt die Möglichkeit hierfür gegeben ist, in der Weise vor, dass das Ektoderm wieder nach aussen verlagert wird.“ Meiner Meinung nach heisst das: eine Rückstülpung findet nicht statt, sondern eine Verlagerung, und diese Ansicht musste somit von Ischikawa als eine der seinigen entgegengesetzte betrachtet werden.

Dass aber Ischikawa nicht nur eine andere Ansicht vertritt, als Nussbaum, sondern auch die richtige, das geht aus folgenden Versuchen hervor, die von Ischikawa in seiner Abhandlung nicht angeführt wurden, weil er seine Darstellung auch ohne sie für hinreichend begründet hielt. Ich theile dieselben aus den Tagebüchern Ischikawa's mit.

Am 22. Oktober 1888 stülpte Derselbe eine Hydra um und fixirte sie dann durch zwei, kreuzweise quer durch sie hindurchgesteckte Borsten. Nun war eine Zurückstülpung

unmöglich, weil der Raum zwischen den vier sich kreuzenden Borstenschenkeln viel zu eng wurde. In der That erfolgte auch keine Zurückstülpung, das Entoderm blieb aussen, das Ektoderm innen und das Thier ging zu Grunde. Am 23. Oktober wurde der Versuch wiederholt, und nun konnte man deutlich beobachten, wie das Thier sich bemühte, den Fuss umzustülpen und zwischen den Borsten hinauszuschieben (Fig. 19). Einen ganzen Tag lang

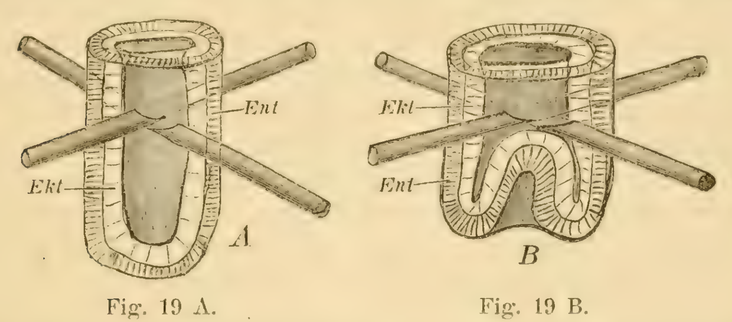


Fig. 19 A. Fig. 19 B.

sah man den halb zurückgestülpten Fuss im Innern des Polypen, aber er konnte nicht an den Borsten vorbeigelangen und so blieb denn auch die Zurückstülpung des ganzen Thieres aus und am folgenden Tag trat der Tod ein. Wäre eine Verlagerung im Sinne Nussbaum's überhaupt möglich, so müsste sie in diesen Fällen rascher und leichter eingetreten sein, als bei Durchbohrung mit nur einer Borste, da ja hier statt zwei Stichkanälen deren vier vorhanden sind, durch welche das „Hinauskriechen des Ektoderms" stattfinden könnte. Die „heimliche Umstülpung" Nussbaum's existirt also nicht.

Ich wende mich zu dem zweiten Punkt, von welchem Nussbaum behauptet, dass Ischikawa sich in einen „künstlichen Gegensatz" zu ihm gebracht habe, im Grunde aber dasselbe beweise, was auch er gemeint habe. Es betrifft dies die „intermediären Zellen", welche im Ektoderm des Polypen in grösserer oder geringerer Zahl liegen und aus welchen im normalen Verlauf des Lebens theils Nesselzellen, theils Geschlechtszellen werden. Nussbaum bezeichnete sie als „indifferente" Zellen, d. h. als histologisch noch nicht differenzirte Zellen, aus welchen — so zu sagen — noch Alles werden kann. Allerdings steht nirgends bei Nussbaum geschrieben, dass auch Entodermzellen aus ihnen hervorgehen können und Ischikawa war also

etwas unvorsichtig, wenn er sagte, dass nach Nussbaum „diese Zellen sowohl Ektoderm und Entoderm, als auch Geschlechtszellen erzeugen“ können. Dennoch wird kaum Jemand, der die Nussbaum'sche Arbeit ohne seine neuen Commentare dazu liest, ihm eine andere Meinung zuschreiben, wie Ischikawa es that. Man sähe dann kaum ein, weshalb er einen so grossen Nachdruck auf die Frage legt, ob abgeschnittene Tentakel im Stande sind, sich zum ganzen Polypen zu regeneriren. Seine Versuche ergaben, dass Tentakeln, welche weit oberhalb ihrer Basis abgeschnitten worden waren, sich nicht zum Polypen ergänzten, während ganz unten an der Basis abgeschnittene Arme, besonders wenn ihnen ein Stückchen des Mundrandes anhing, dazu im Stande waren und Nussbaum erklärte Letzteres durch das Vorkommen intermediärer Zellen am Mundrand und in der Basis der Tentakel. Ohne intermediäre Zellen sollte also nach seiner Auffassung eine Regeneration nicht möglich sein. Die Erklärung für die Nicht-Regeneration abgeschnittener Tentakeln zu ganzen Thieren liegt nach ihm „in dem Mangel von Bildungszellen an den Tentakeln“ (Biolog. Centralblatt, Bd. VI, S. 571). Wenn er es nun andererseits für äusserst unwahrscheinlich erklärt, dass die Art von Entodermzellen, welche in den Armen des Polypen vorkommt, jemals auch die andere Art von Entodermzellen hervorbringen könne, welche im Magentheil vorkommt, so möchte man doch schliessen, dass ihm die Vorstellung inne wohnte, die intermediären Zellen könnten auch Entodermzellen bilden; andernfalls könnte er das Fehlen derselben in den Tentakeln nicht als einzige Ursache aufführen, welche die Regeneration der Tentakeln zum ganzen Thier unmöglich macht. Auch möchte man sich doch zu der Frage berechtigt fühlen, wieso denn Tentakel, die an ihrer Basis abgeschnitten wurden, sich nach Nussbaum's Ideen zum ganzen Thier ergänzen können? Wenn doch, wie Nussbaum glaubt, die Entodermzellen des Tentakels die andern Entodermzellen des Magentheils nicht hervorbringen können, intermediäre Zellen aber an der Tentakelbasis vorkommen, müssen dann nicht diese letzteren nach Nussbaum die sonst nicht hervorzubringenden Magen-Entodermzellen bei der Regeneration gebildet haben? Mir scheint dieser Schluss logisch unabweisbar.

Heute freilich spricht Nussbaum seine Meinung klar und bestimmt dahin aus, dass zur Regeneration eines ganzen fort-

pflanzungsfähigen Polypen mindestens eine Ektoderm-, eine Entoderm- und eine Zelle des intermediären Keimlagers nöthig sei, aber warum sprach er sich nicht schon in seiner Arbeit 1887 so verständlich aus wie in diesem Satz oder wie in dem folgenden, der ebenfalls seiner jetzigen Streitschrift angehört: „Die intermediären Zellen können nach meiner Auffassung nur Theile des Ektoderms bilden"? Das versteht man, es ist ein erfreulicher Fortschritt gegen seine frühere unsichere Ausdrucksweise. Inzwischen hat freilich Ischikawa durch seine Versuche nachgewiesen, dass von einem aufgeschnittenen Polypen, dessen Entodermzellen durch Essigsäuredämpfe getödtet, dessen Ektoderm- sammt intermediären Zellen aber lebendig geblieben waren, eine Regeneration nicht mehr ausgehen kann." Damit ist also bewiesen, dass das Vorhandensein von Entodermzellen zur Wiederherstellung des Ganzen unentbehrlich ist, dass die intermediären Zellen zur Umwandlung in Entodermzellen nicht eingerichtet sind. A priori hätte das Niemand wissen können.

Es sei mir gestattet, hier noch meine eigene Ansicht über die Ursachen auszusprechen, welche es mit sich bringen, dass abgeschnittene Tentakel meist absterben und selten nur sich zum ganzen Thier ausbilden. Nicht das Fehlen dieser oder jener Zellenart scheint mir der Grund davon, sondern die geringe Masse des Tentakels. Ein abgeschnittenes Stück einer Hydra wird immer eine gewisse Minimalgrösse nicht überschreiten dürfen, wenn es sich wieder zum ganzen Thier umbauen soll. Man darf doch nicht vergessen, dass das Stück sich nicht ernähren kann, dass es somit nur die eigene, einmal gegebene Menge lebender Substanz für den Aufbau des ganzen Körpers zur Verfügung hat. Dieser Körper verlangt aber auch in seiner einfachsten und kleinsten Gestalt eine gewisse Anzahl von Zellen, die ihn zusammensetzen. Diese Zellen müssen aus den im abgeschnittenen Stück enthaltenen Zellen durch Theilung gebildet werden, können aber zu diesem Zweck nicht beliebig verkleinert werden, sondern werden ebenfalls ein bestimmtes Mass der Kleinheit nicht überschreiten dürfen. Wenn also das Theilstück zu gering an Masse ist, um durch Theilung der darin enthaltenen Zellen die zum Aufbau des Polypen unentbehrliche Minimalzahl von Zellen der grade noch zulässigen Minimalgrösse zu gestatten, so wird dieser Aufbau unmöglich. Darin scheint mir der Grund zu liegen,

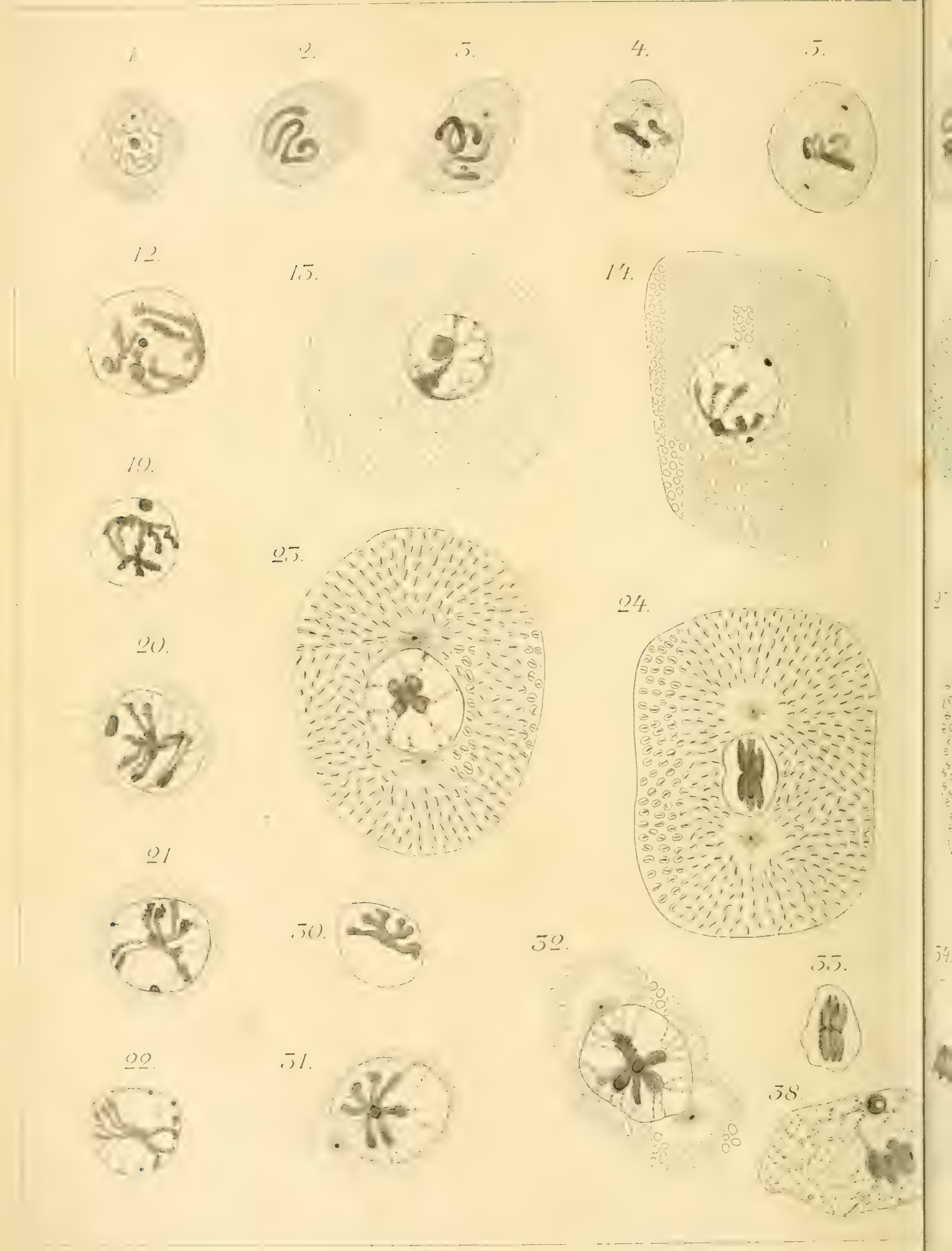
warum die abgeschnittenen Tentakelspitzen Nussbaum's sich in keinem Falle zum ganzen Thier regenerirten, darin auch der Grund, weshalb dies öfters geschah, wenn der ganze Tentakel, vielleicht noch mit einem Stückchen des Mundrandes abgeschnitten wurde. Im ersten Falle genügte die Substanzmasse nicht zum Aufbau des ganzen Thieres, im zweiten war sie unter Umständen dazu genügend. Die Tentakel sind ja auch, wie die Polypen selbst, von recht verschiedener Grösse und Masse und die so bestimmten Angaben Rösel's, Engelmann's und W. Marshall's über die Umwandlung eines Tentakelstückes zum ganzen Thier erklären sich vielleicht einfach daraus, dass diese Forscher mit grossen Hydren und grossen Tentakeln arbeiteten. Wie gross die Masse lebendiger Substanz sein müsse, damit der Versuch gelinge, lässt sich a priori nicht sagen, wenn man es auch mit mir für ausgeschlossen halten wird, dass je aus einer Ektoderm-, einer Entoderm- und einer intermediären Zelle zusammengenommen ein ganzes Thier sich regeneriren könnte, einfach deshalb, weil damit eine viel zu geringe Menge von Substanz gegeben ist. Wohl bildet sich aus der einen Eizelle der ganze Organismus, aber wir sehen ja auch, wie sehr die Natur alle erdenklichen Mittel in Bewegung setzt, um diese Eizelle mit Nahrungsvorräthen auszustatten; nicht umsonst ist sie bei den meisten Thieren die grösste Zelle des ganzen Körpers.

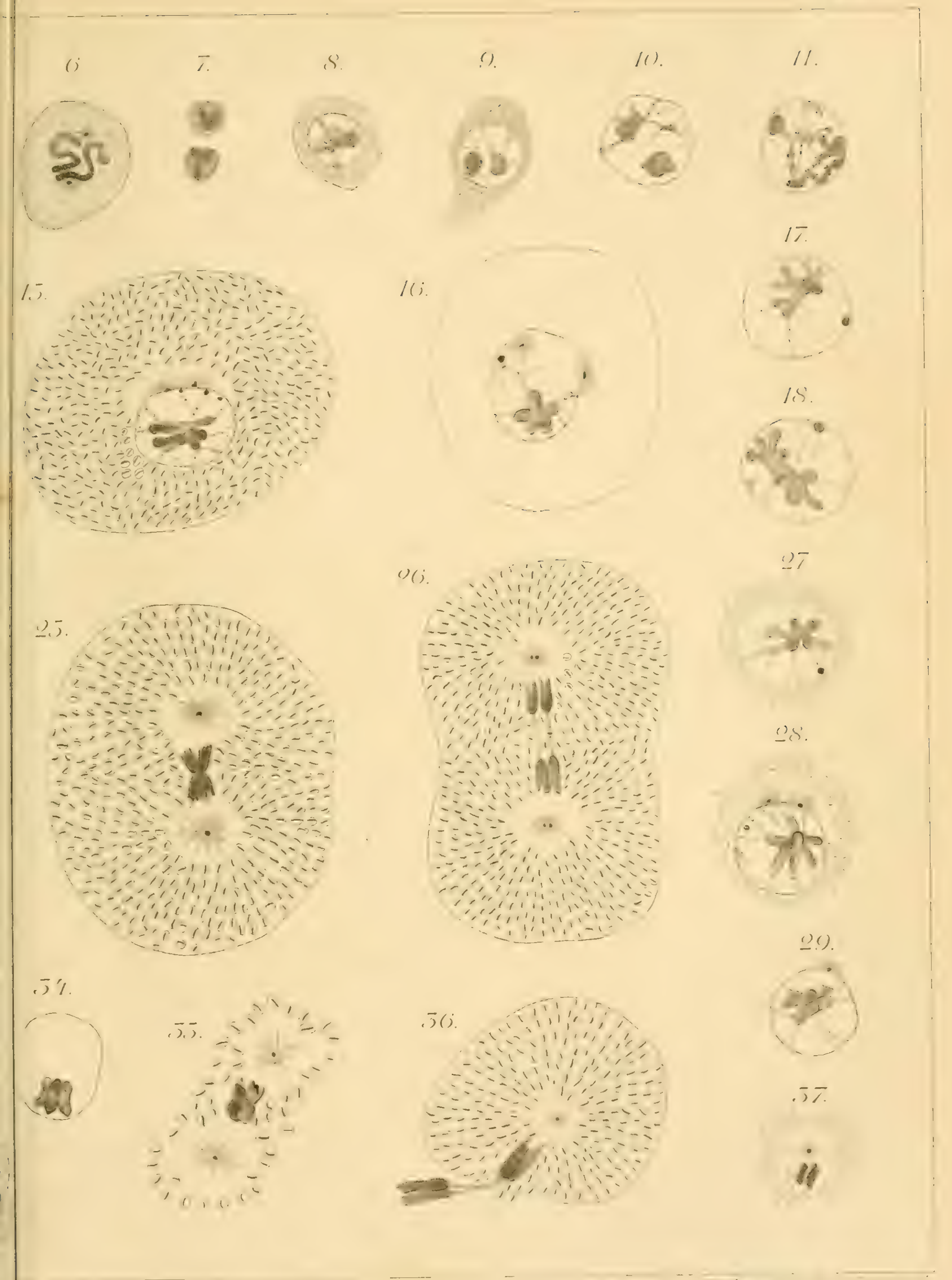
Ich schliesse hiermit meine Vertheidigung Ischikawa's.

Freiburg i. Br., 11. Oktober 1890.

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



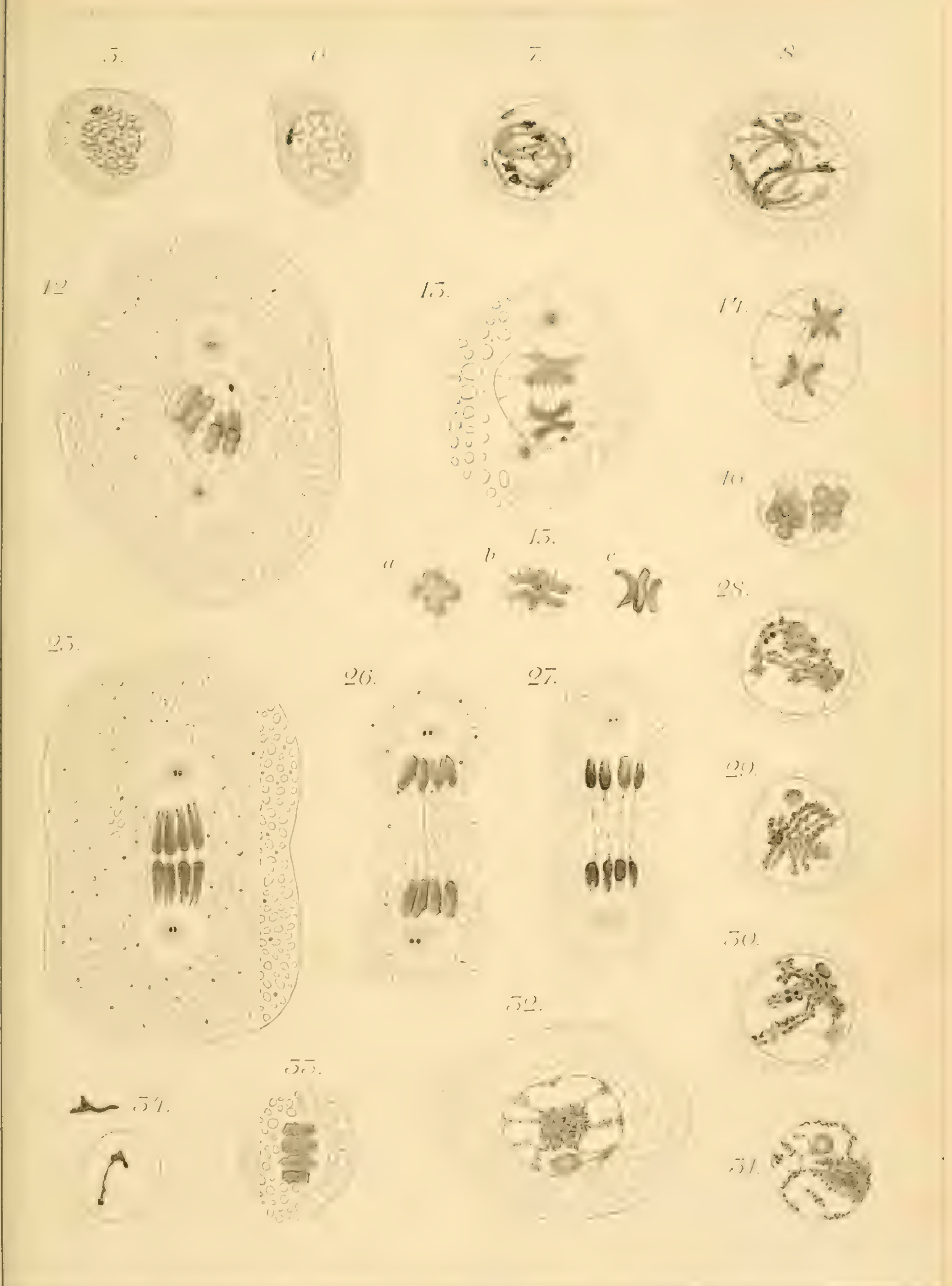

1.
2.
3.
4.
5.
12.
13.
14.
19.
23.
24.
20.
21
30.
32.
33.
22.
31.
38.


6
7.
8.
9.
10.
11.
17.
15.
16.
18.
27
26.
25.
28.
29.
54.
55.
56.
57.



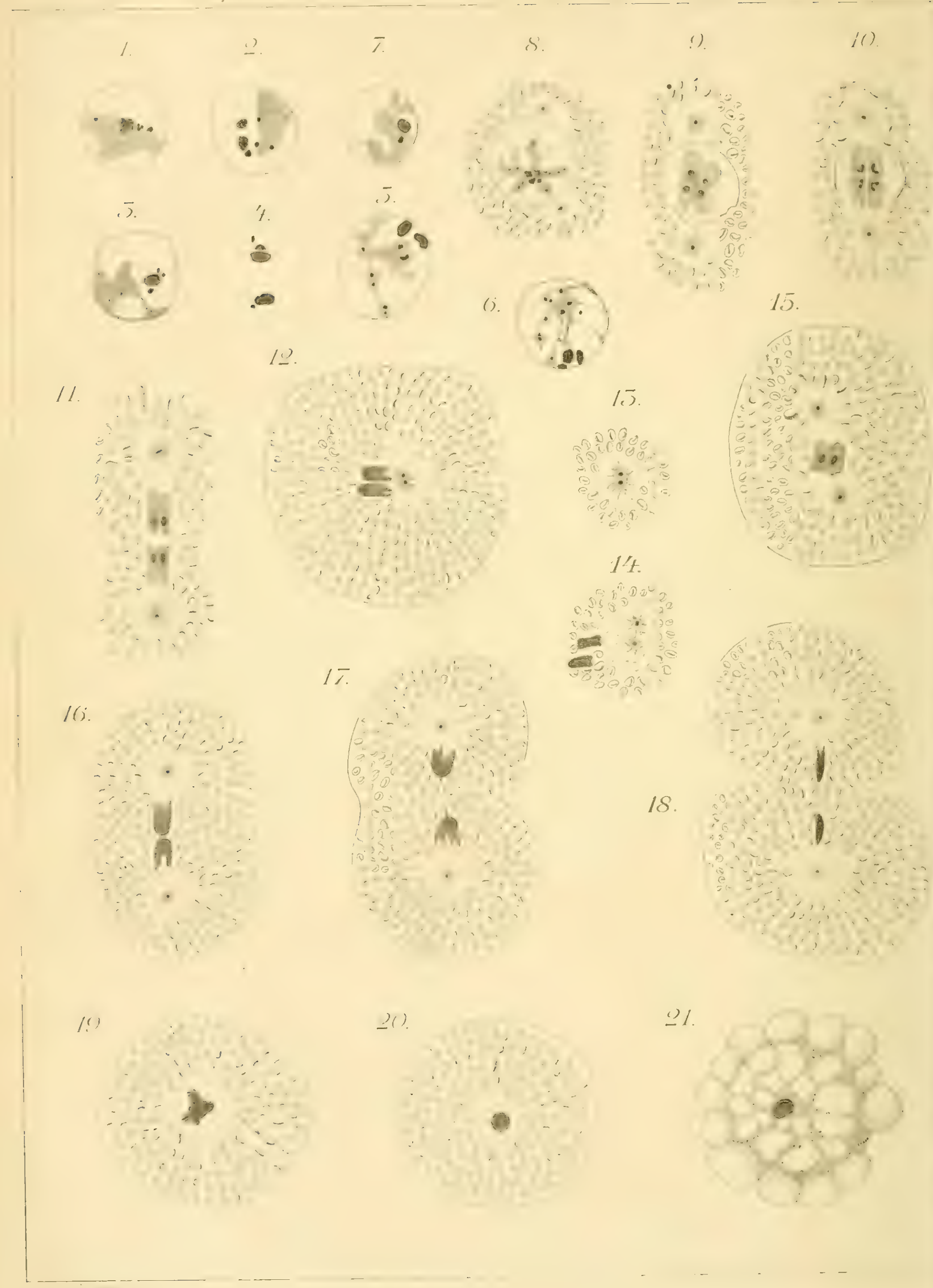




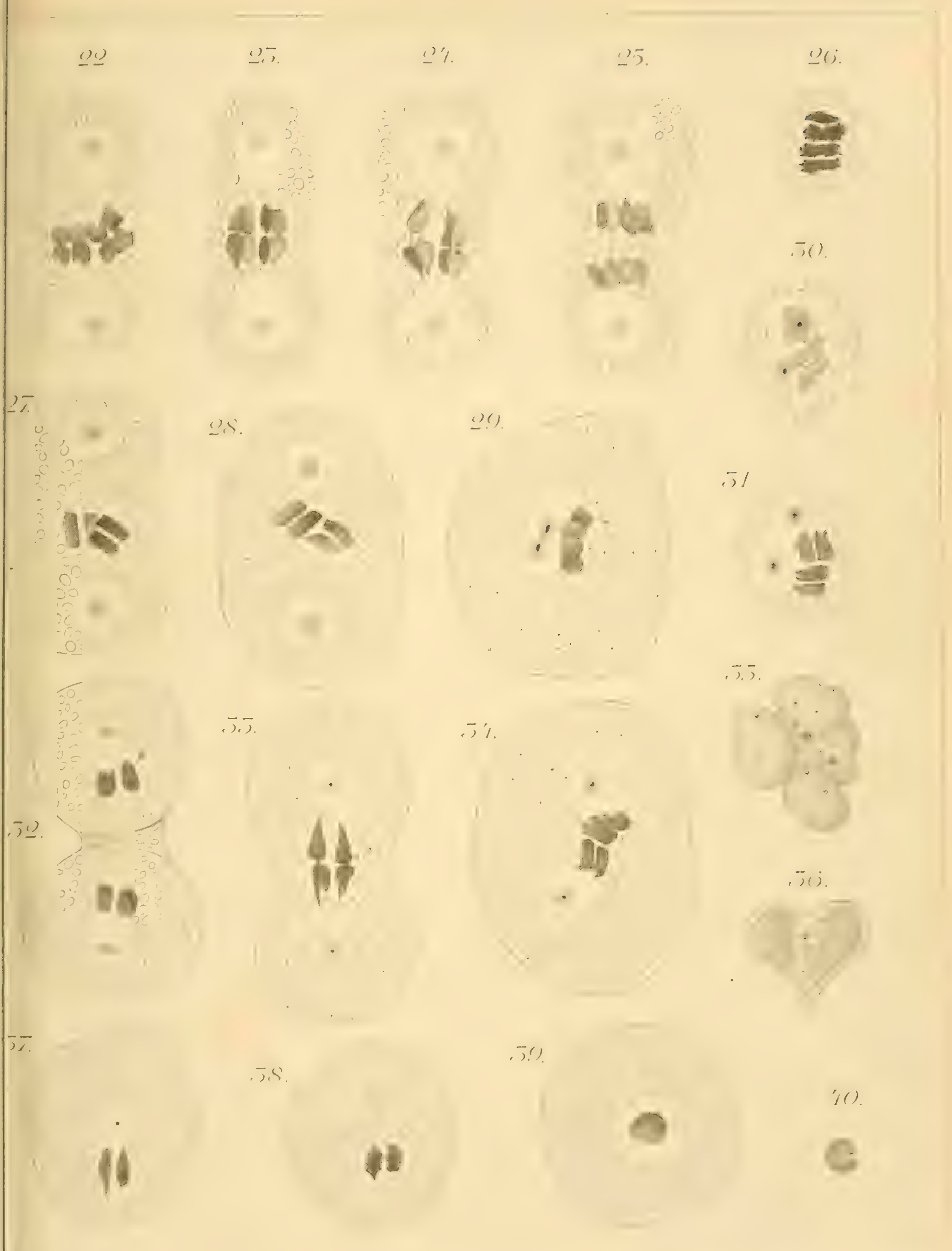

5.
6.
7.
8.
12.
13.
14.
16.
15.
a
b
c
28.
25.
26.
27.
29.
30.
32.
33.
34.
31.



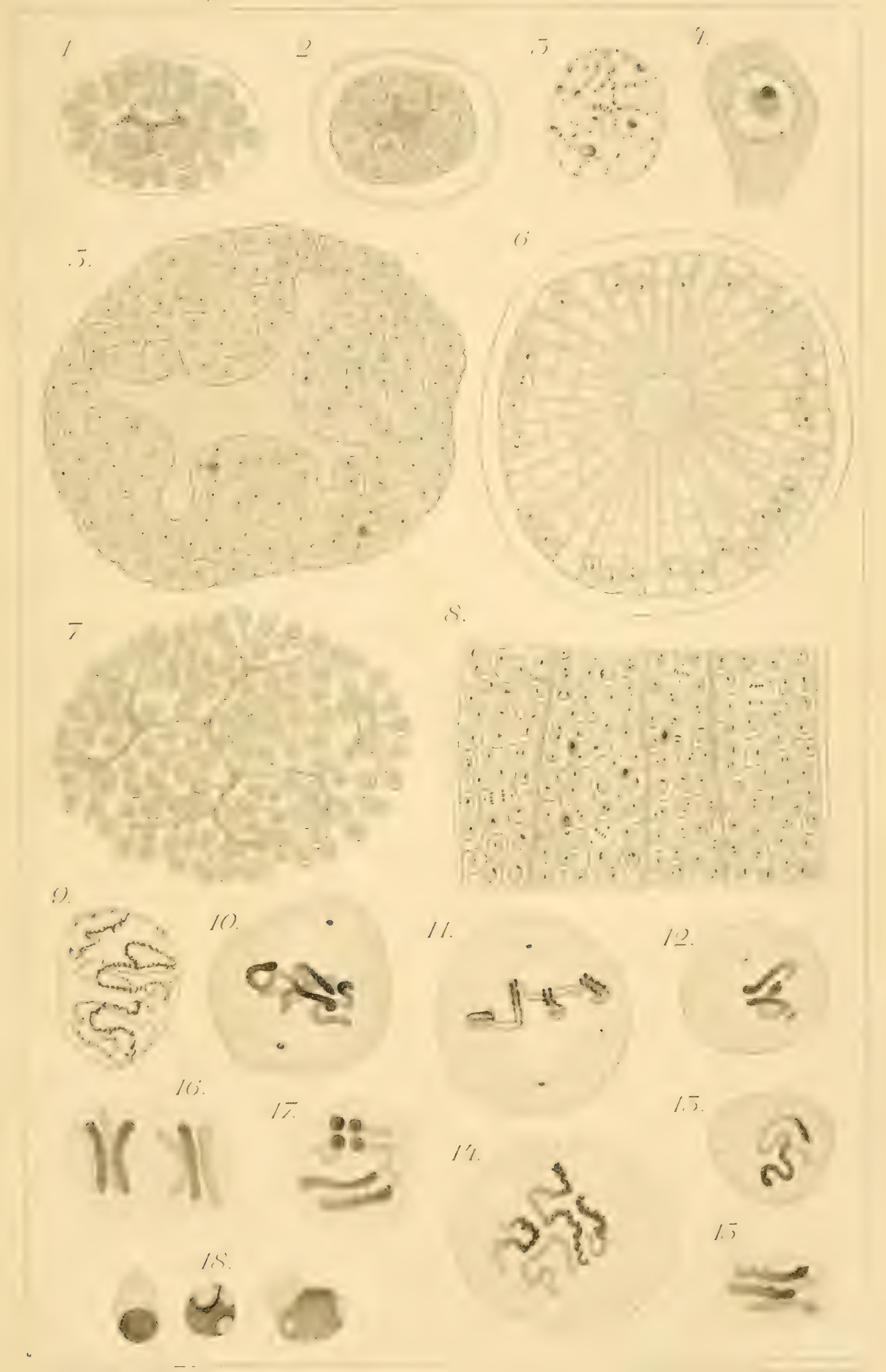


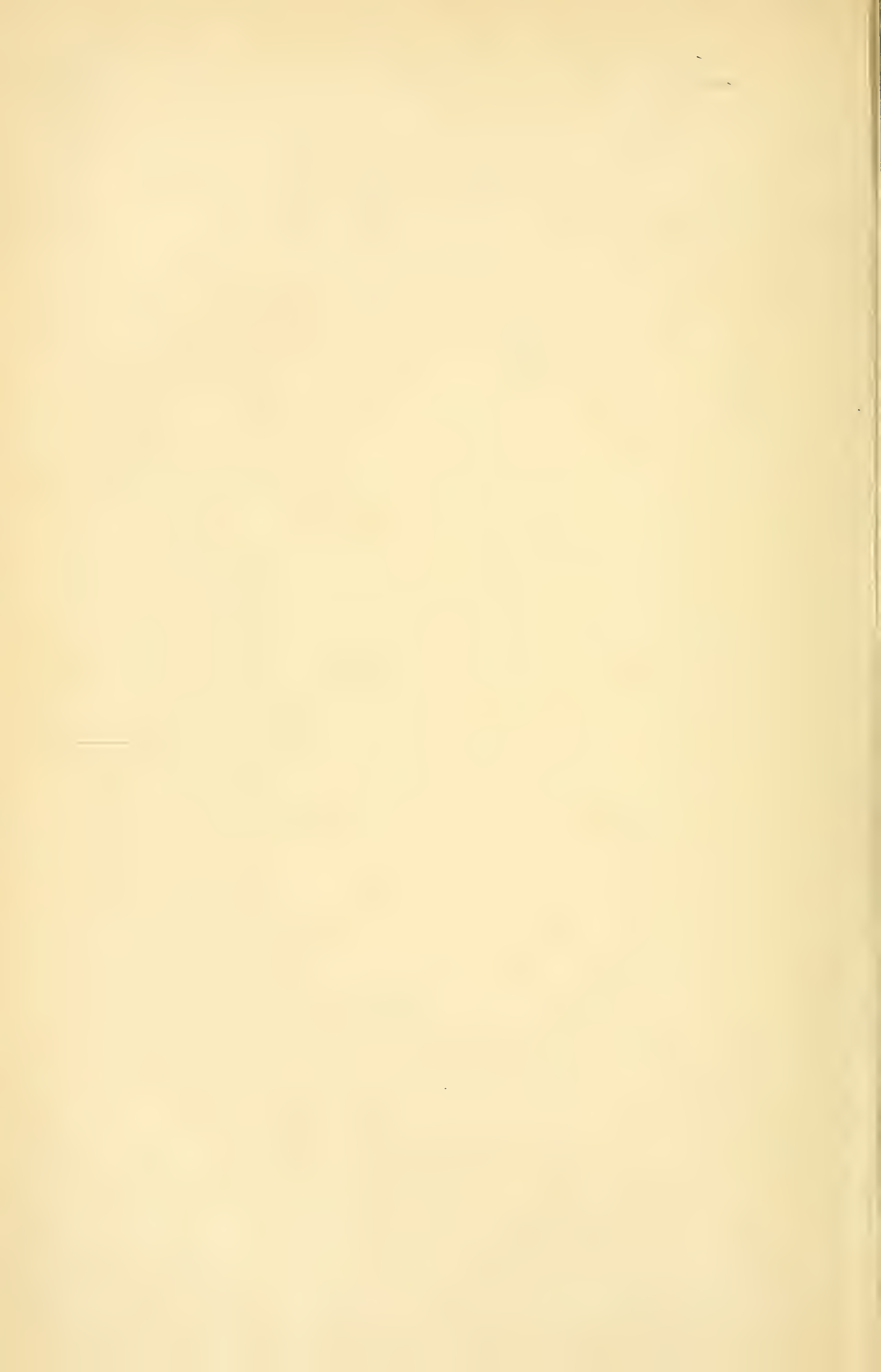

1.
2.
7.
8.
9.
10.
3.
4.
5.
6.
15.
12.
11.
13.
14.
17.
16.
18.
19
20.
21.

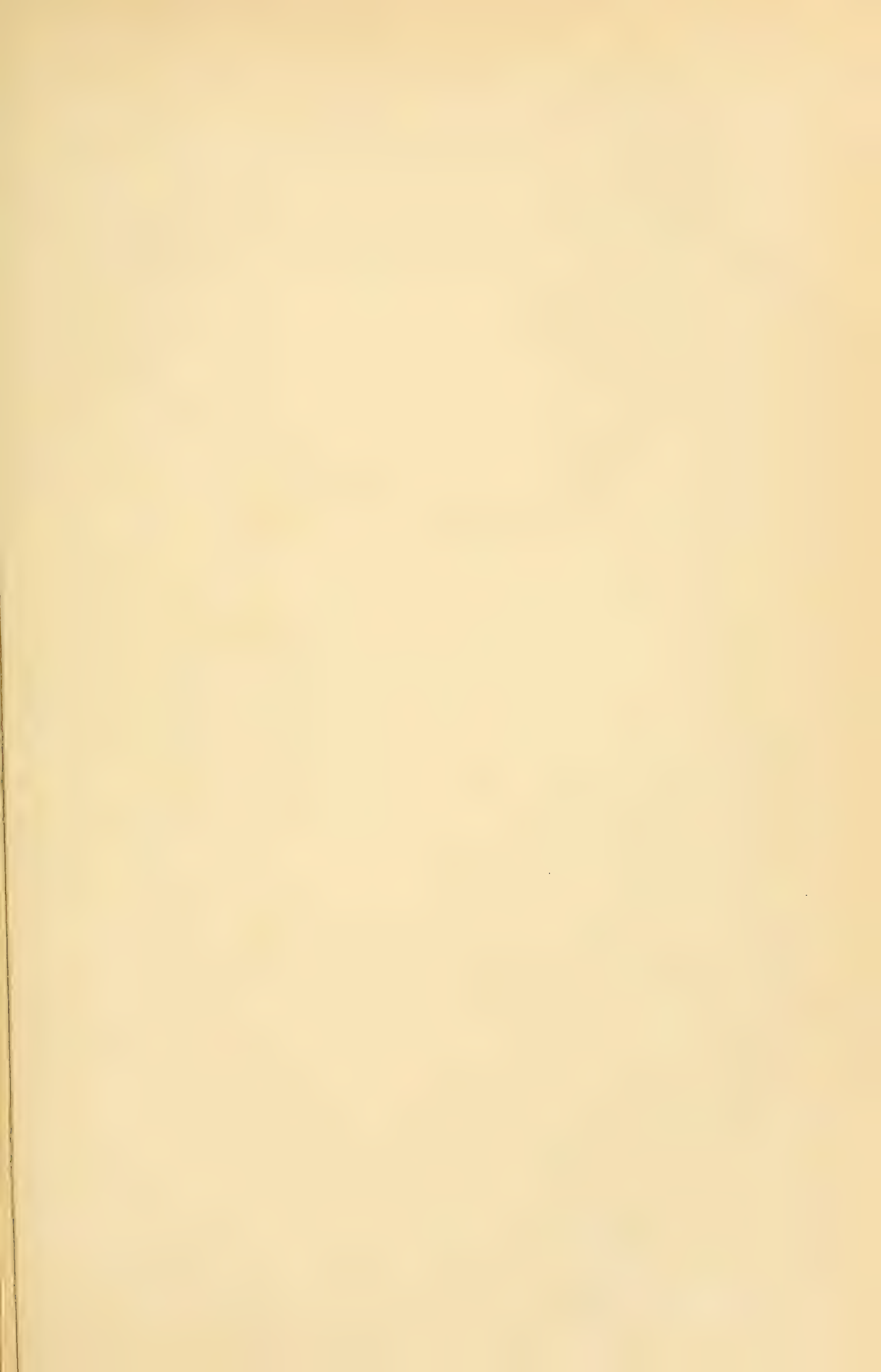
Taf. III.

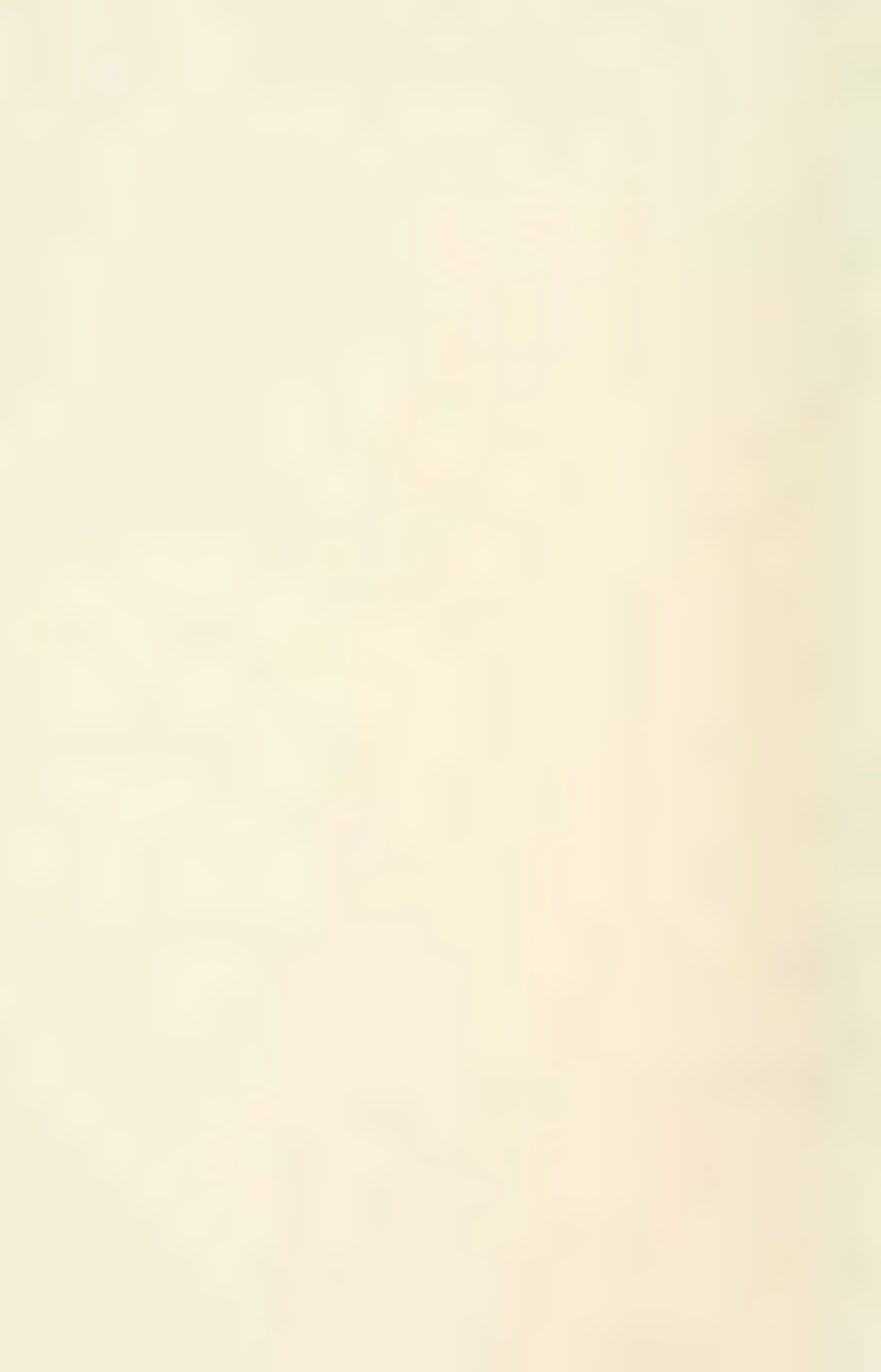





1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18



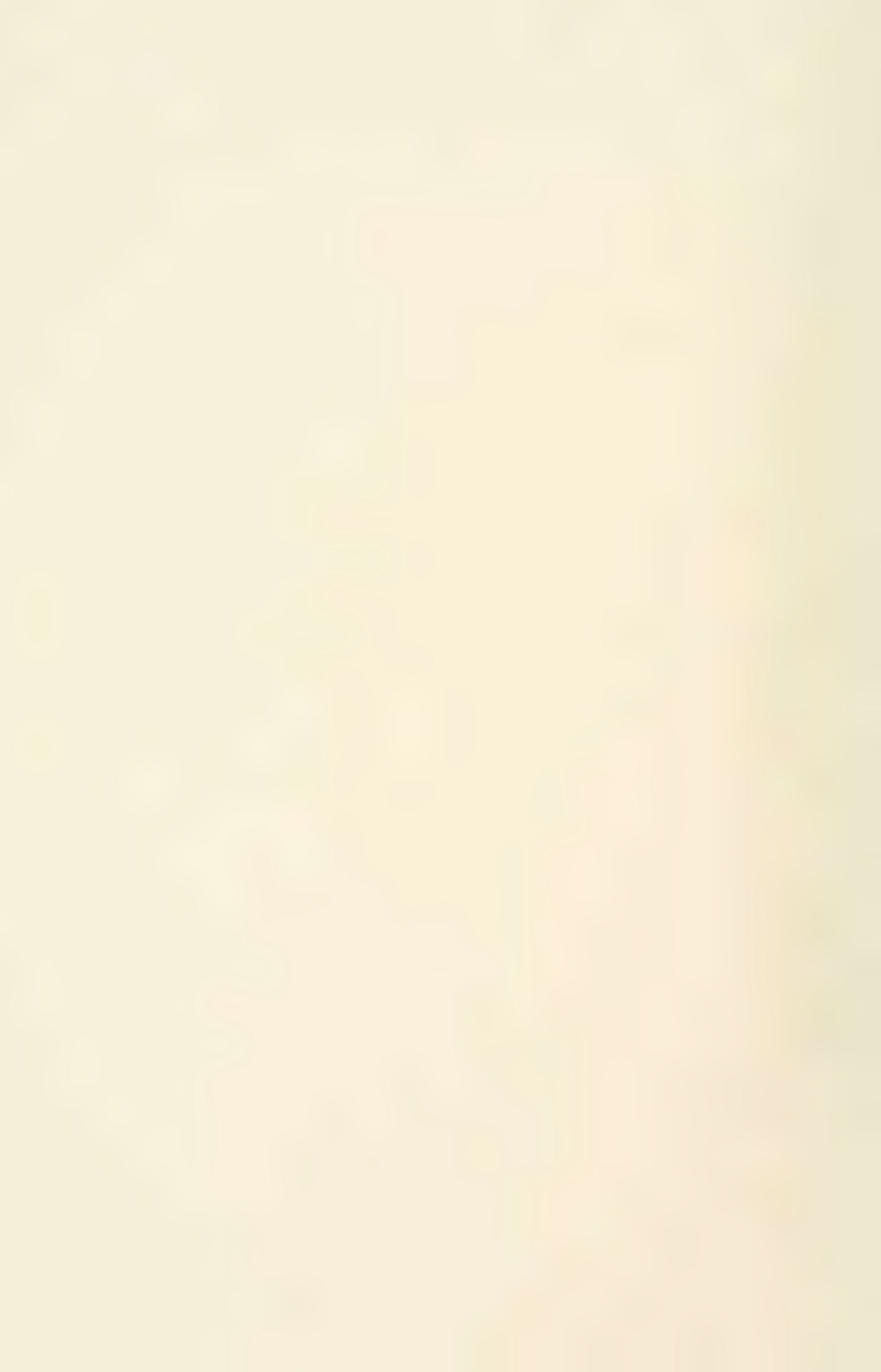


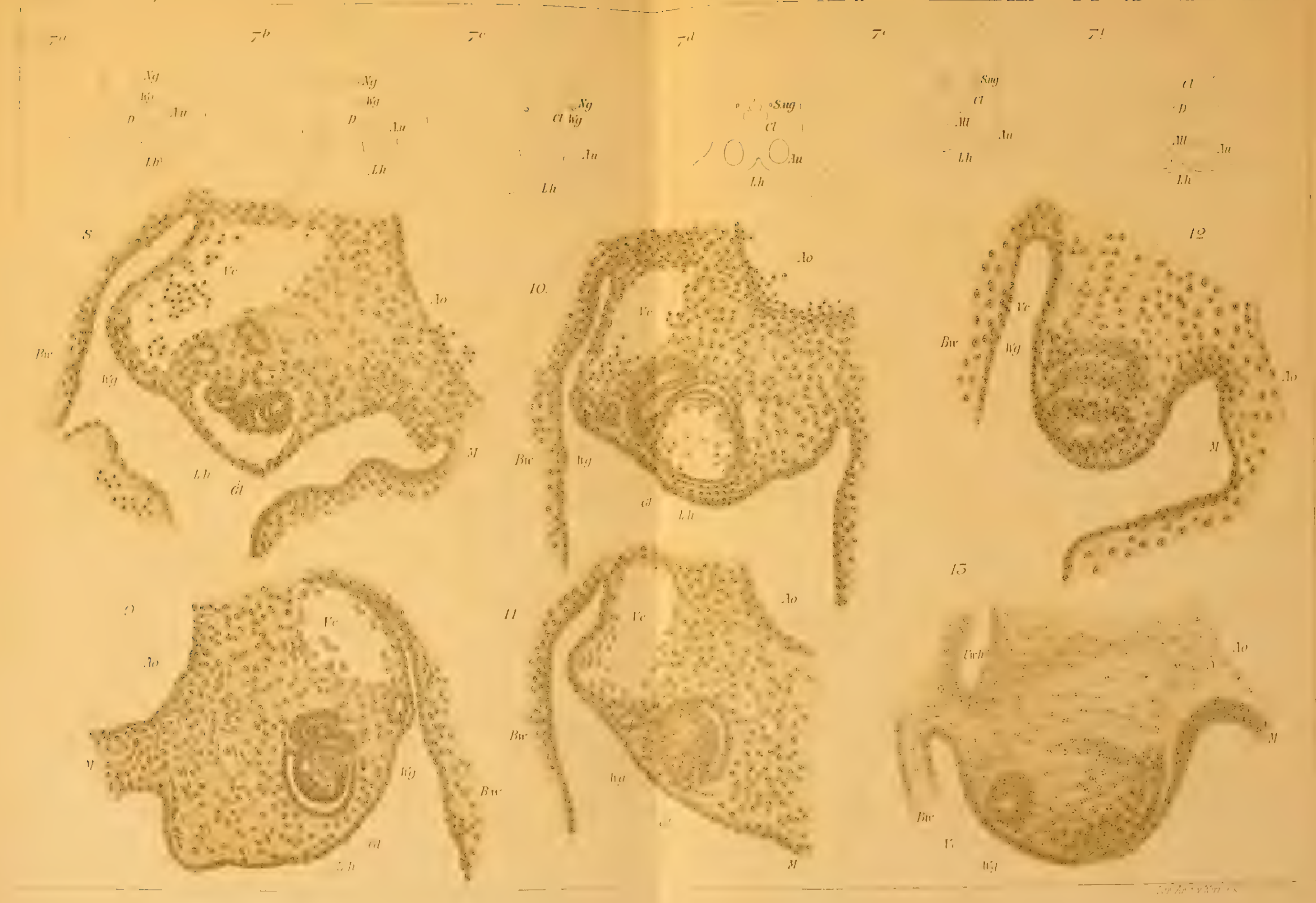



1
Am
Wg
Cl.
Am
Au
All
d.o.c
H
Lb
Lg
2
O
Aus
d.o.c
Am.
Am.
N
Wg
All
H
Lg
Lb
P
Rm.
Hk
Wg
Ao
Lh
Ep
D
Wg
UE
4.
Uw
Hk
Wg
Ao
Lh
6.
D
UE
Wg





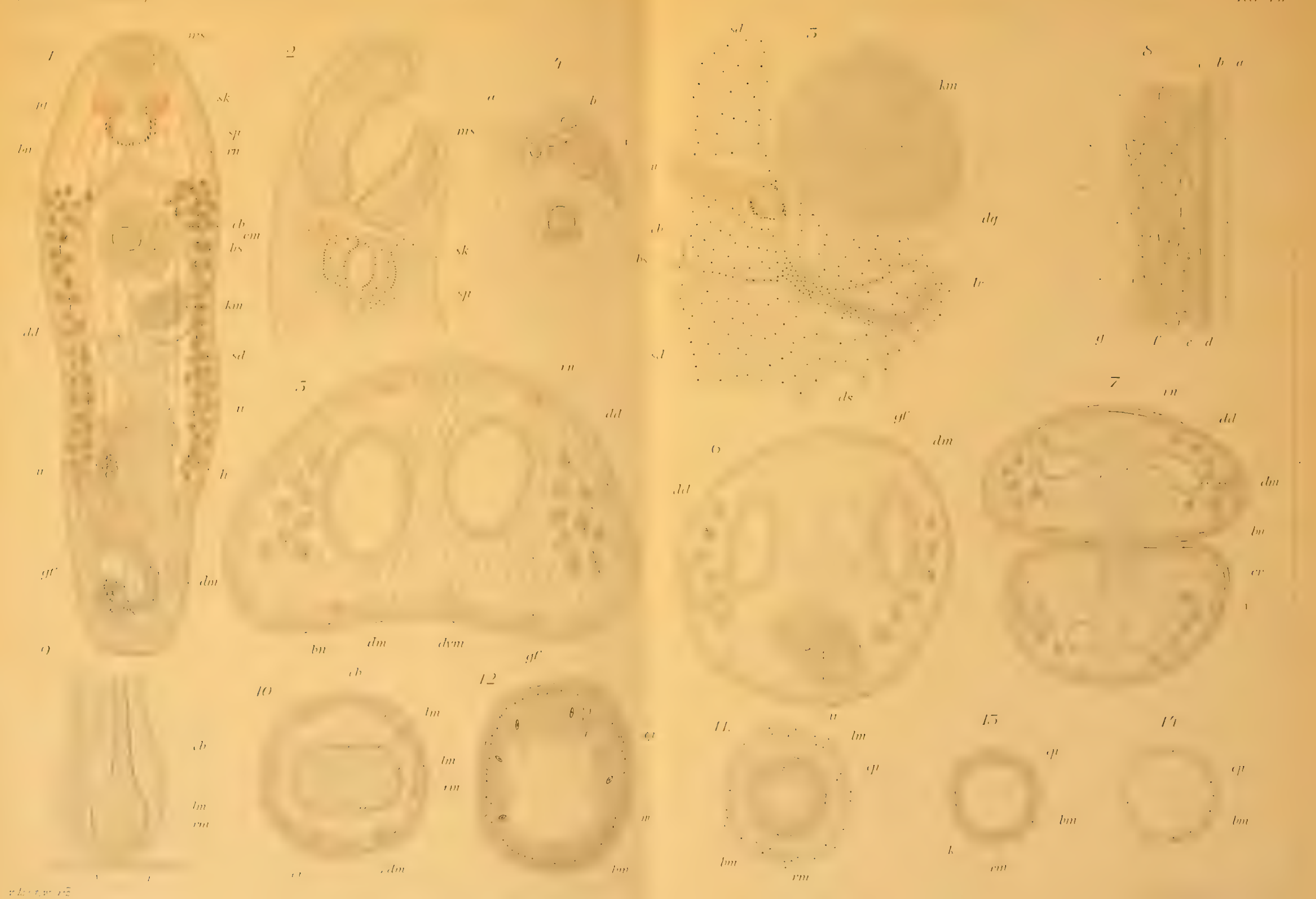






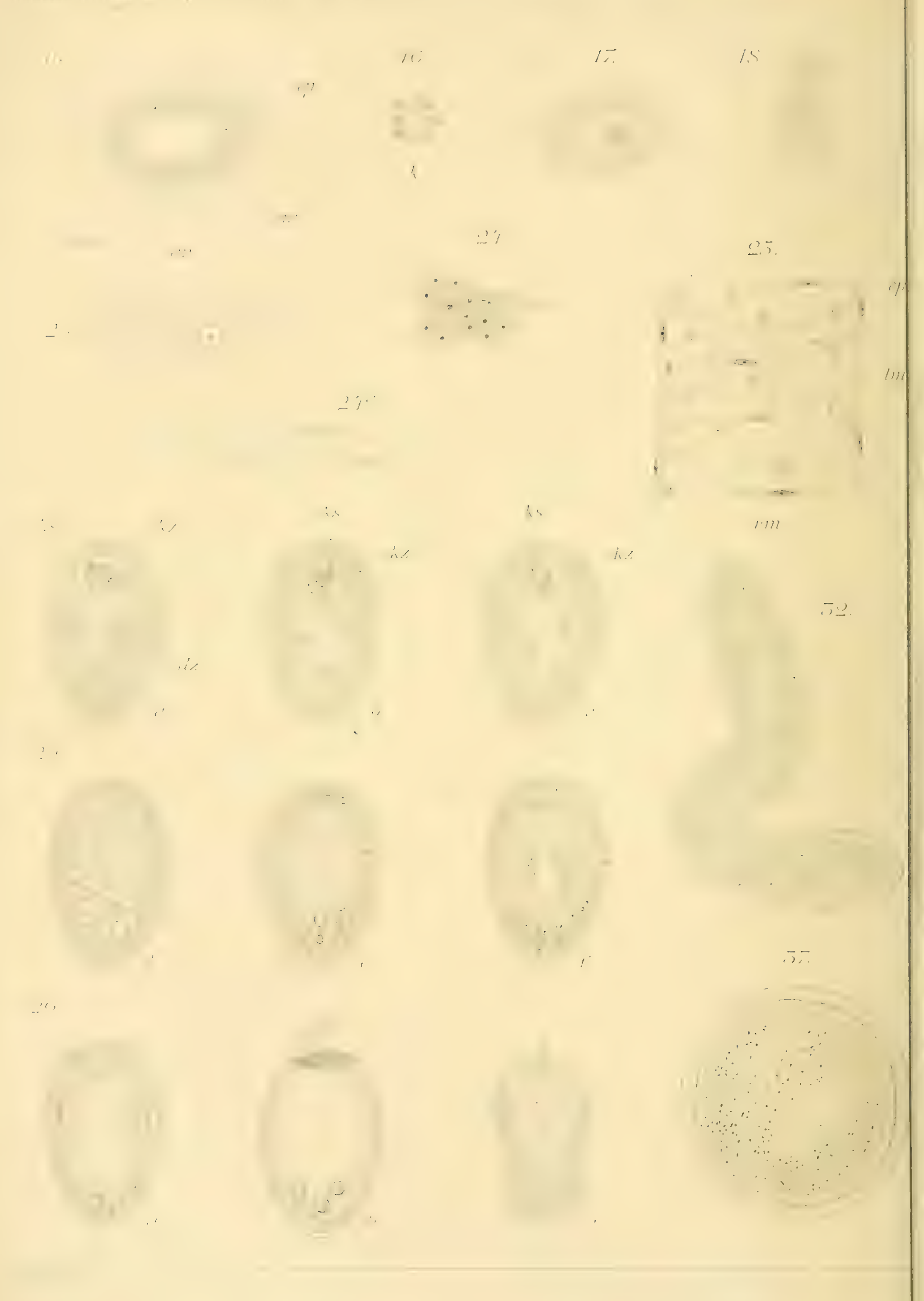


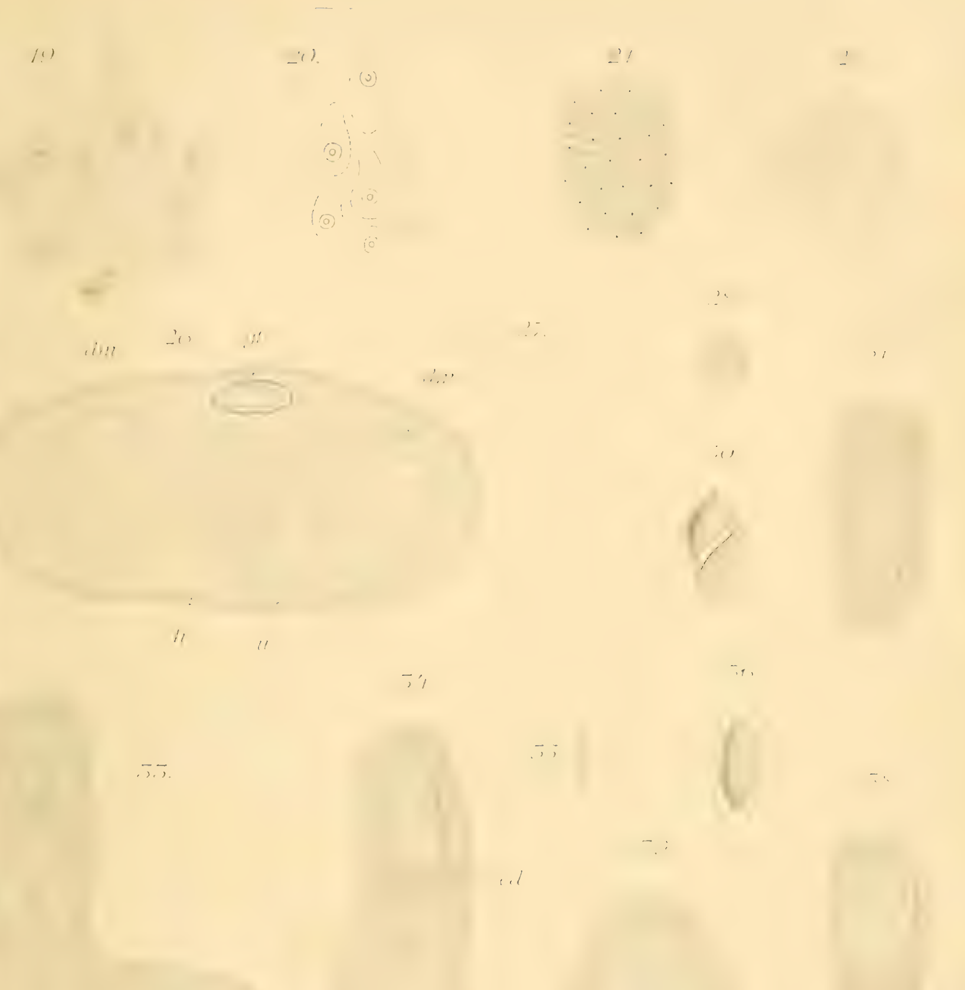








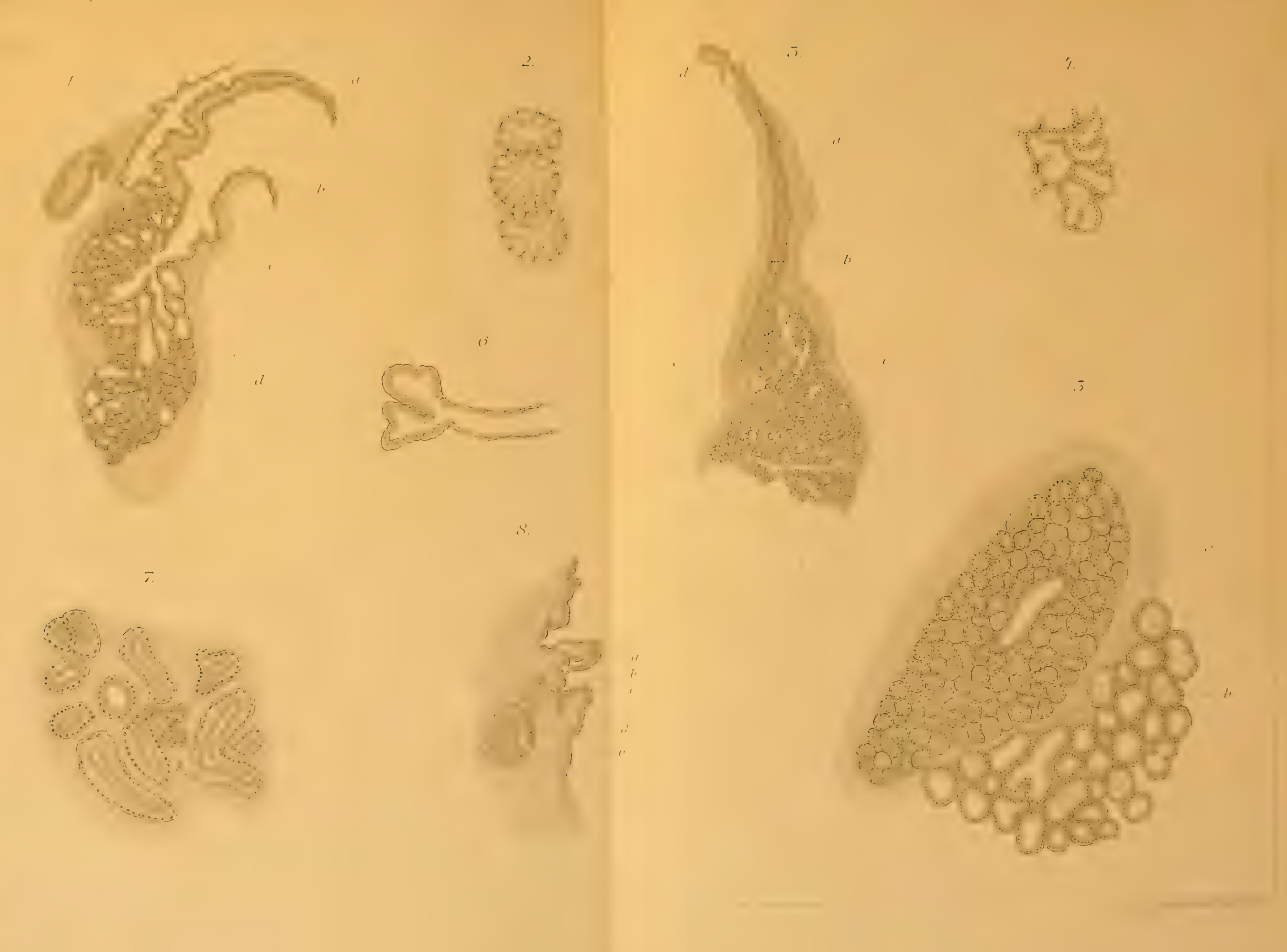










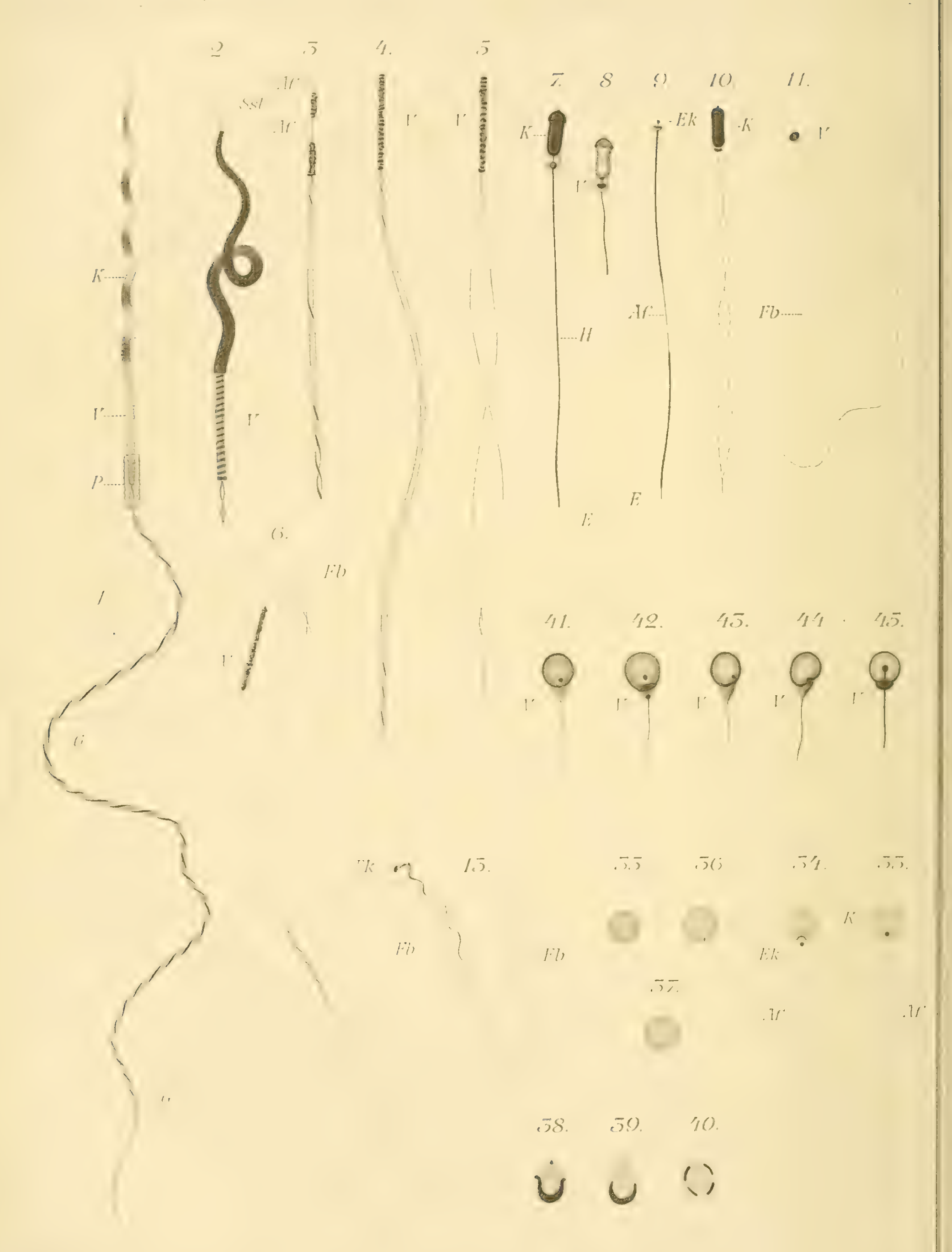


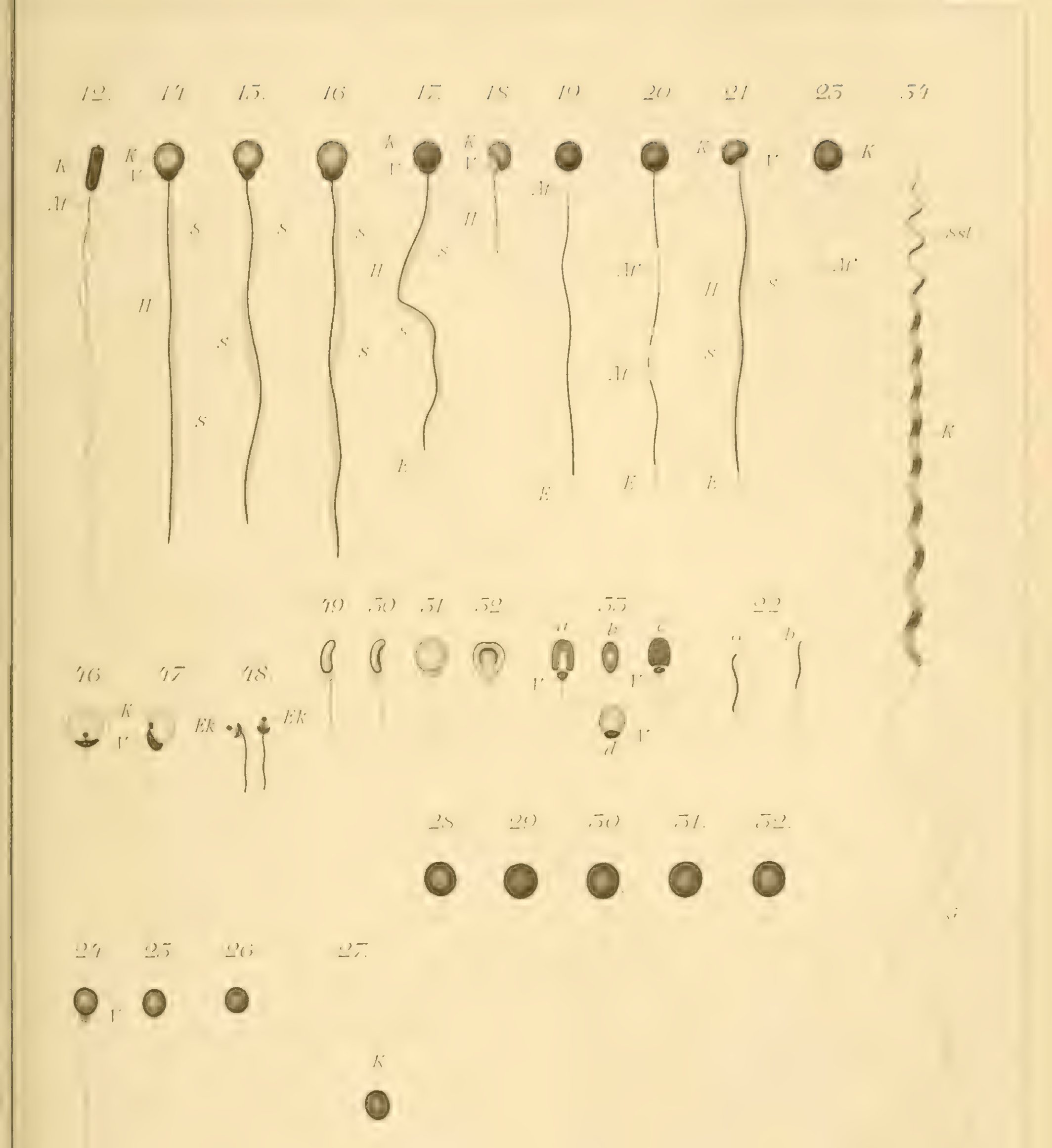



C.
2
bl
Csch
Csch
C
Lz
Ls
1
Jm
3
Jm
Csch
5.
C
Csch
St z
Lz
C.
Csch
6.
Csch
Lz
a
Lz
Csch
Lz
Cr.
4
7
Ven
Lz
St z
Cr
Cr
Csch
Cr.



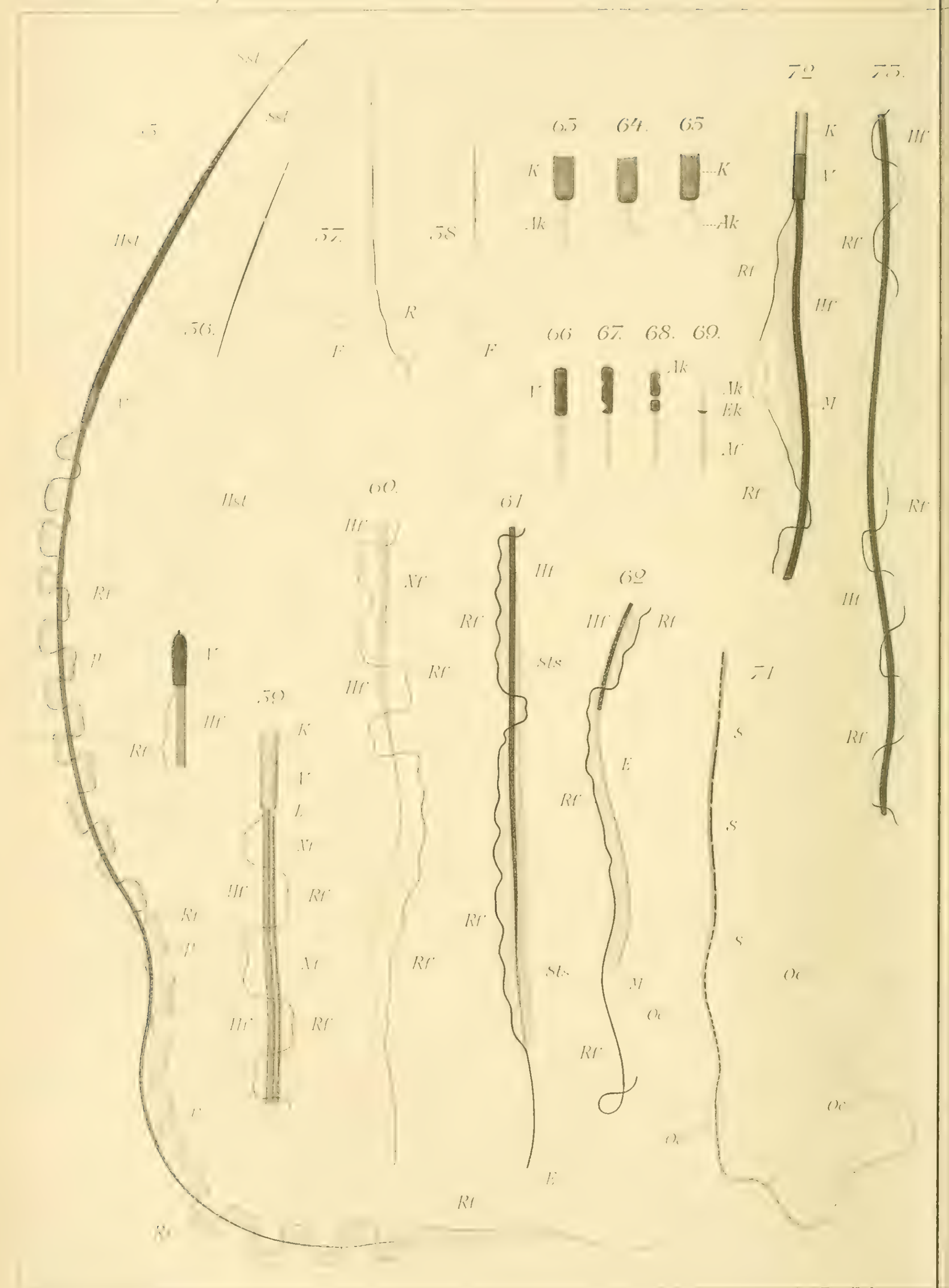


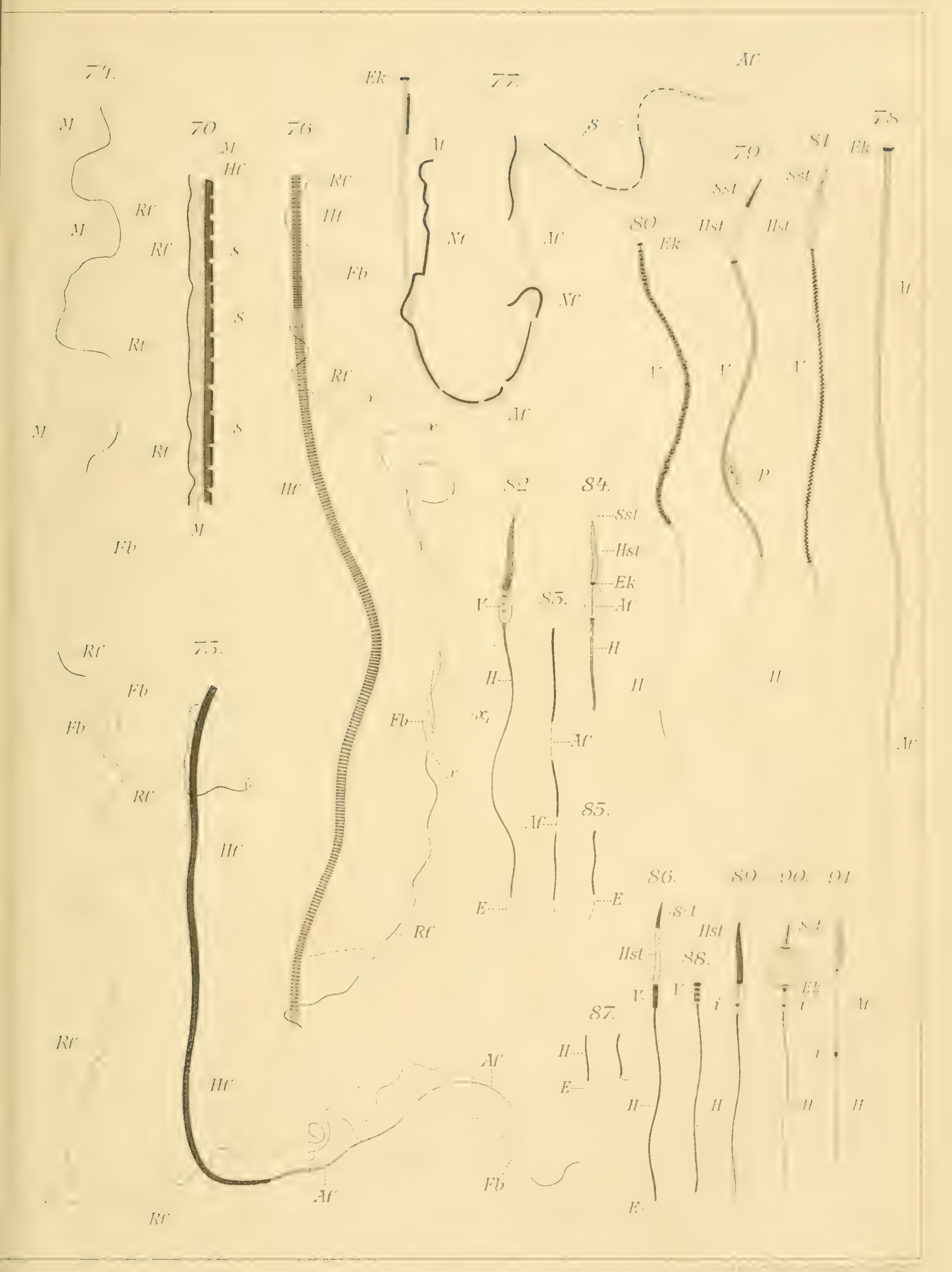




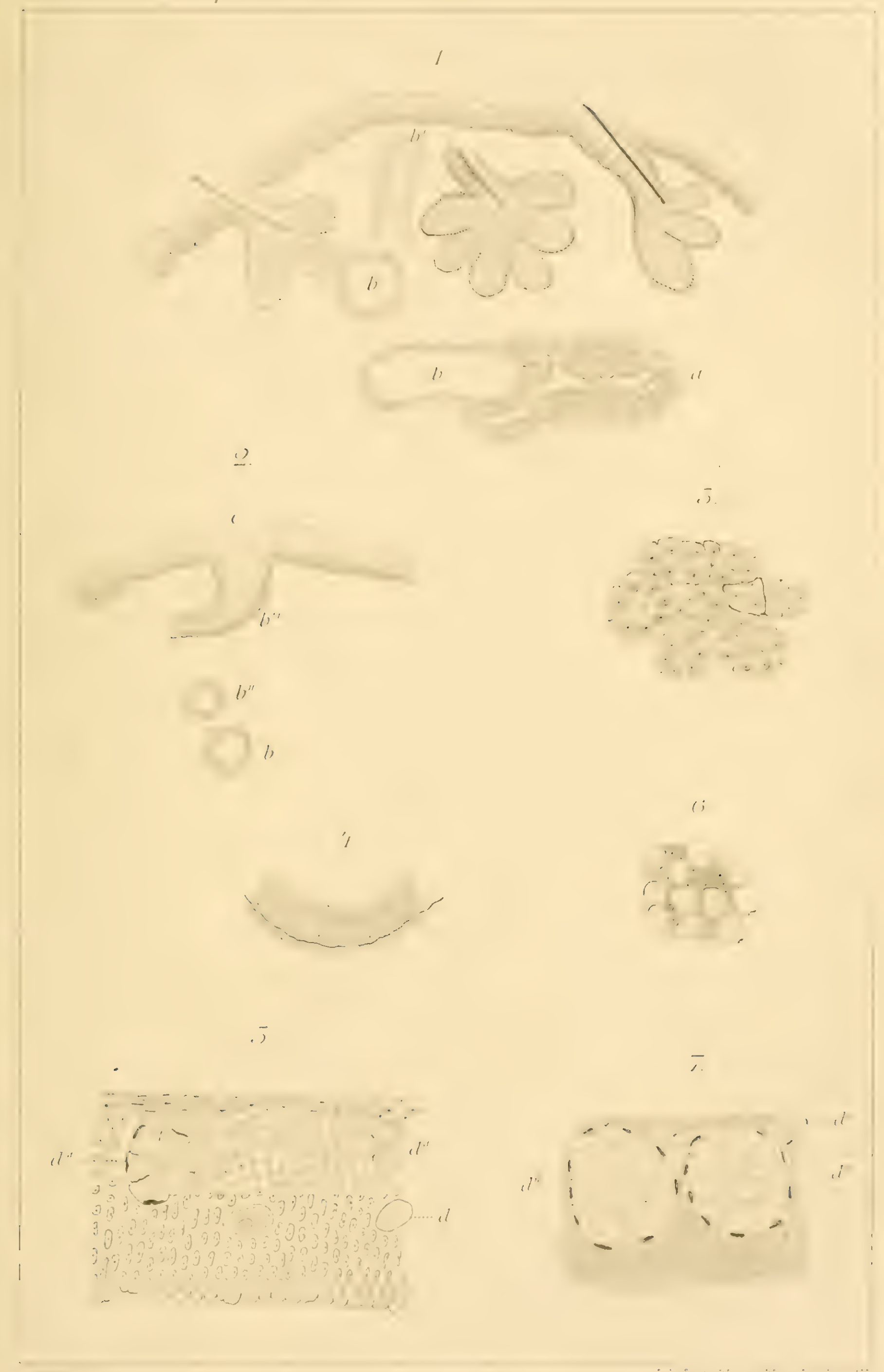





56.
57.
58.
59.
60.
61.
62.
63.
64.
65.
66.
67.
68.
69.
71
72
73.
Sst
Hst
Rf
Hf
Nf
Sts
Ak
Ek
K
V
M
E
Oc
R
F
S
L



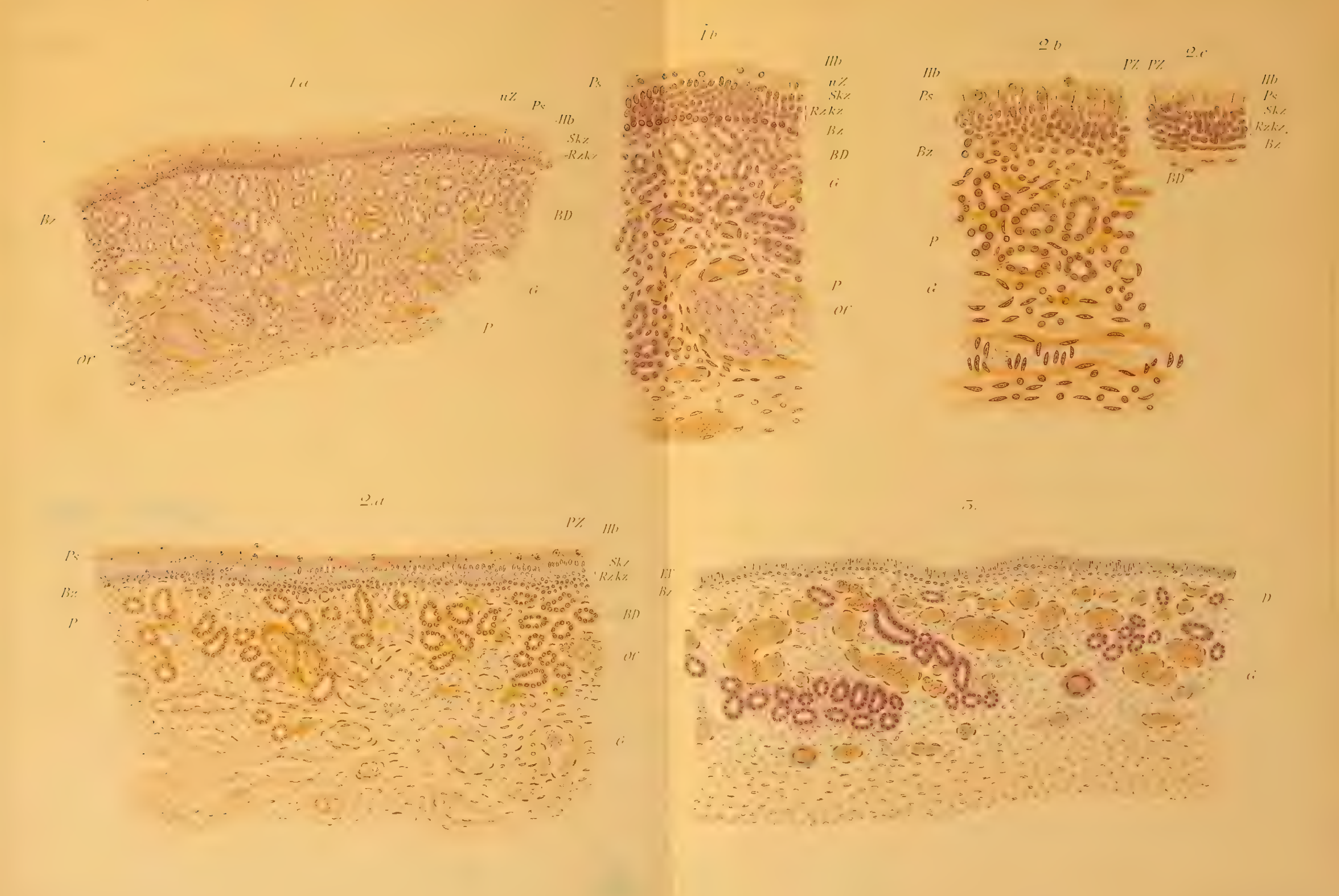


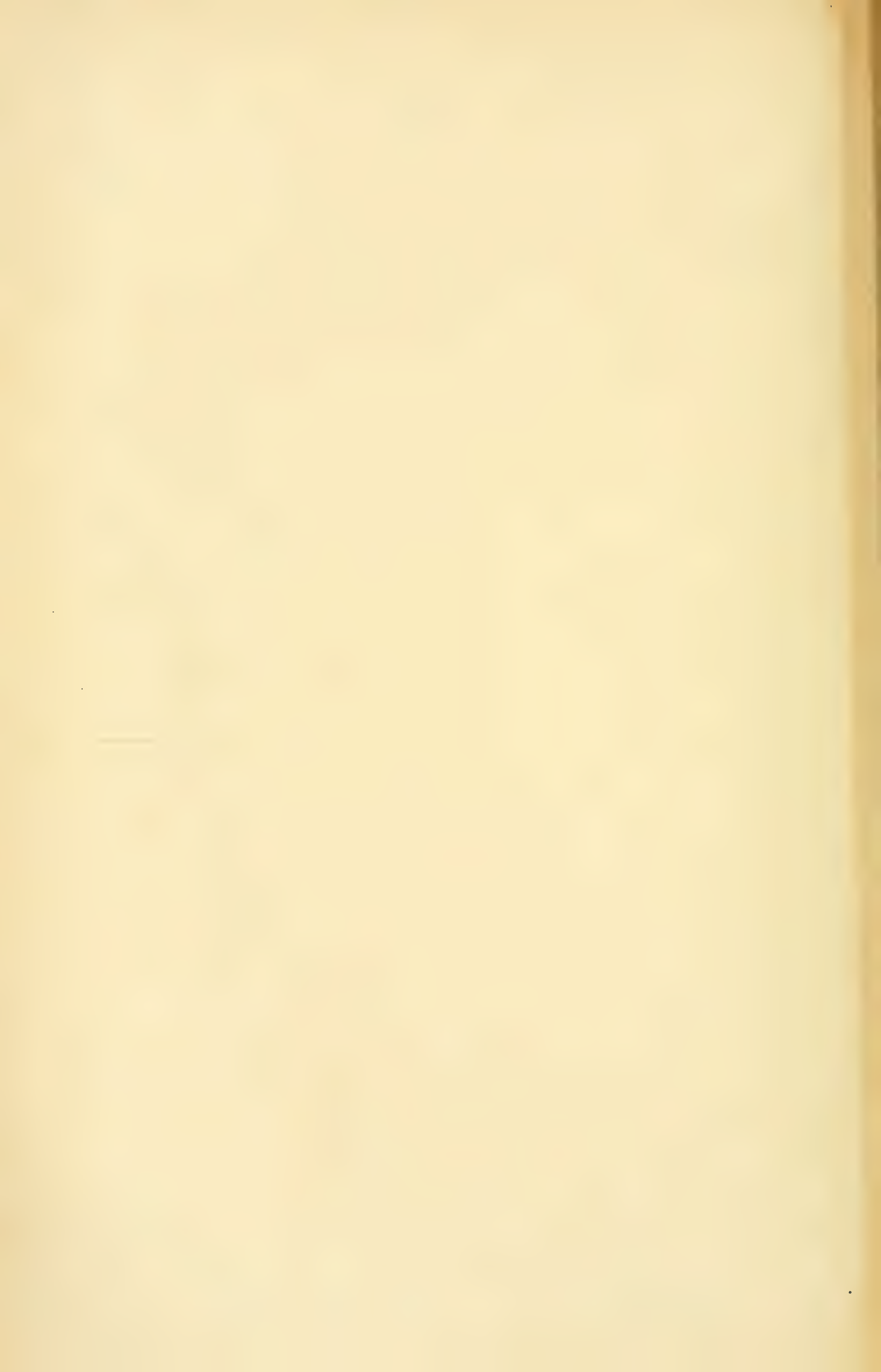

1
b'
b
b
a
2.
c
b''
b''
b
3.
4
6
5
d''
d''
d
7.
d
d''
d''



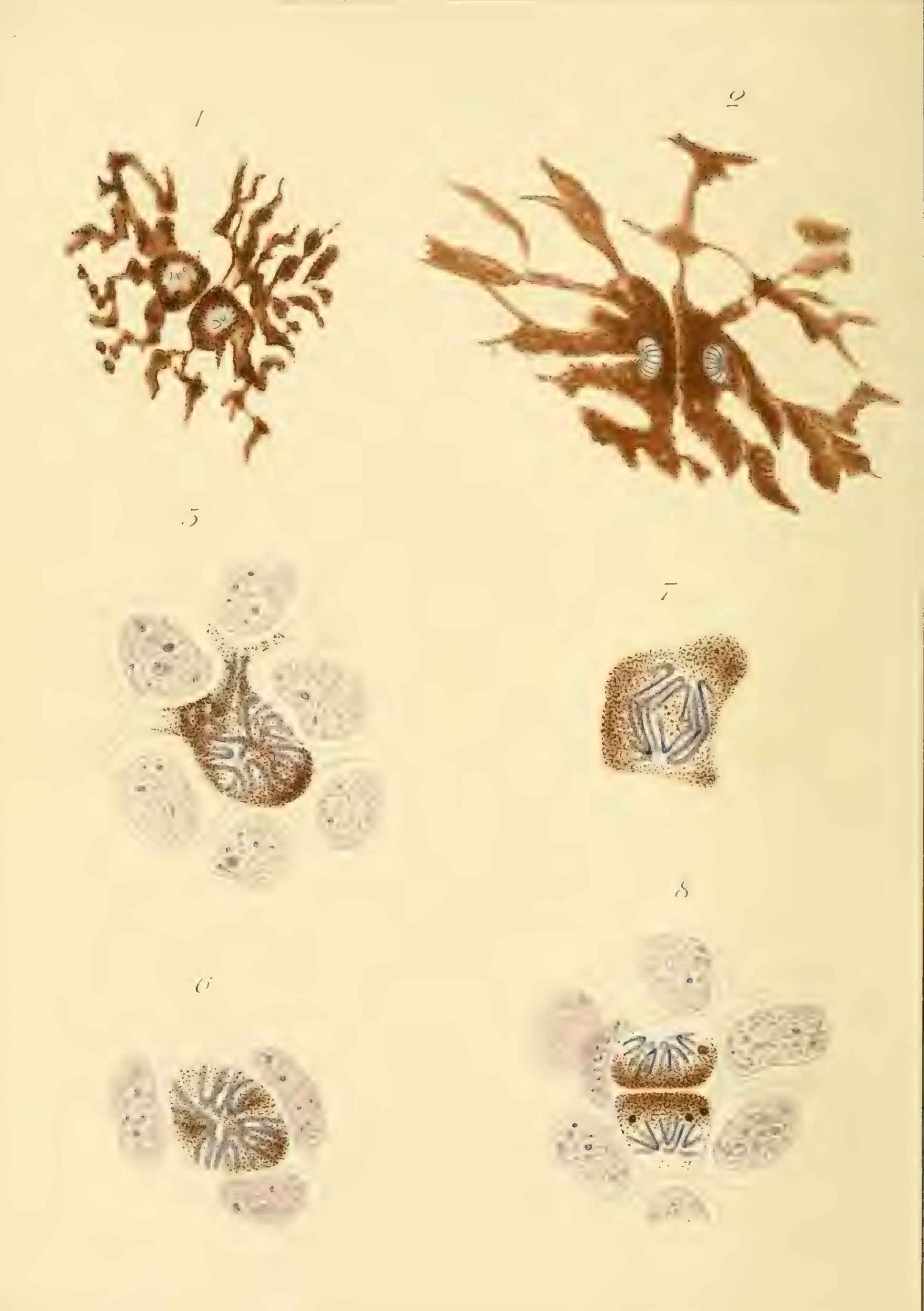




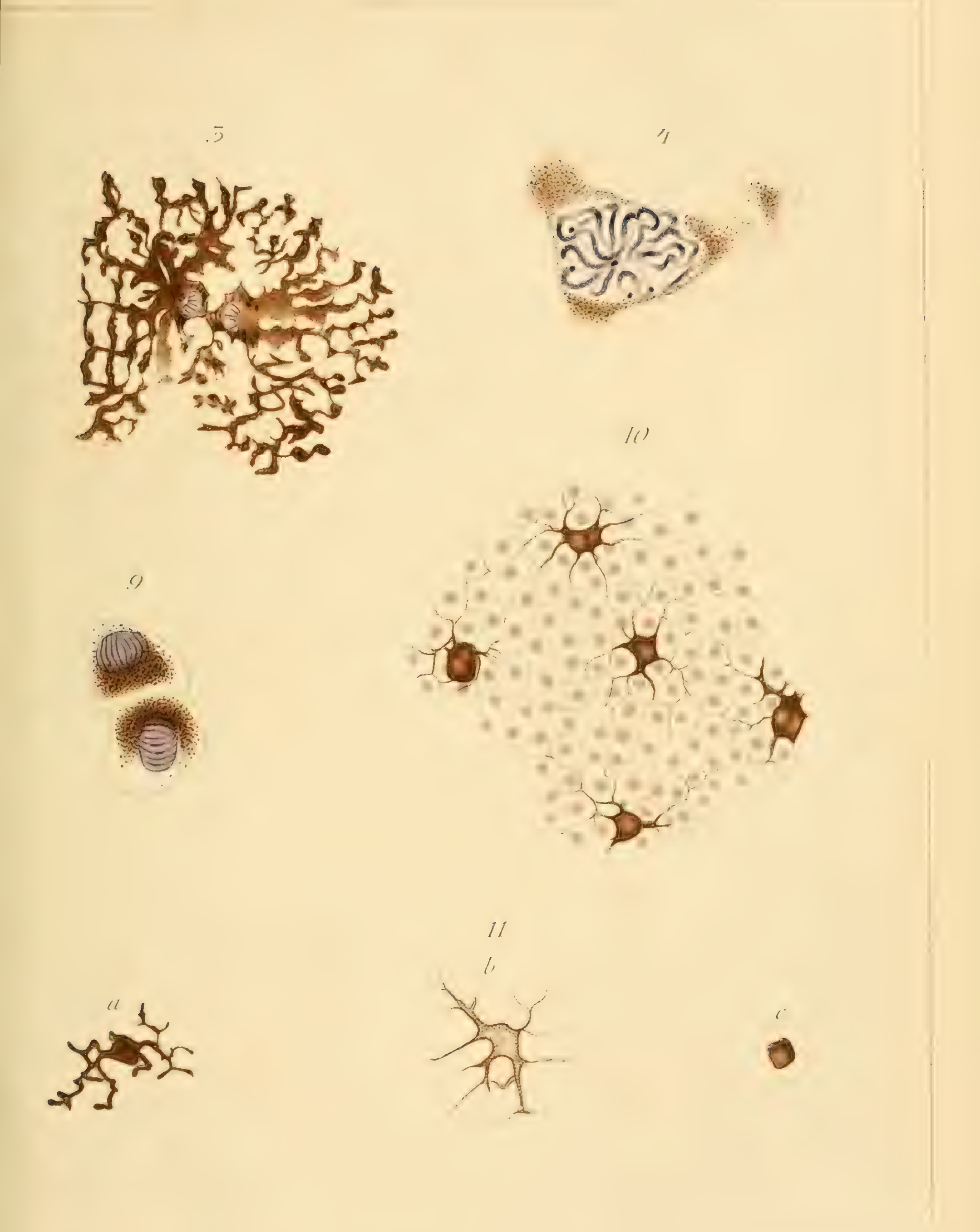

1 a
uZ
Ps
Hb
Skz
Rzkz
Bz
BD
G
P
Of
1 b
Ps
Hb
uZ
Skz
Rzkz
Bz
BD
G
P
Of
2 b
2 c
Hb
Ps
PZ PZ
Bz
P
G
Hb
Ps
Skz
Rzkz
Bz
BD
2 a
PZ
Hb
Ps
Skz
Rzkz
Bz
BD
P
Of
G
3.
EP
Bz
D
G



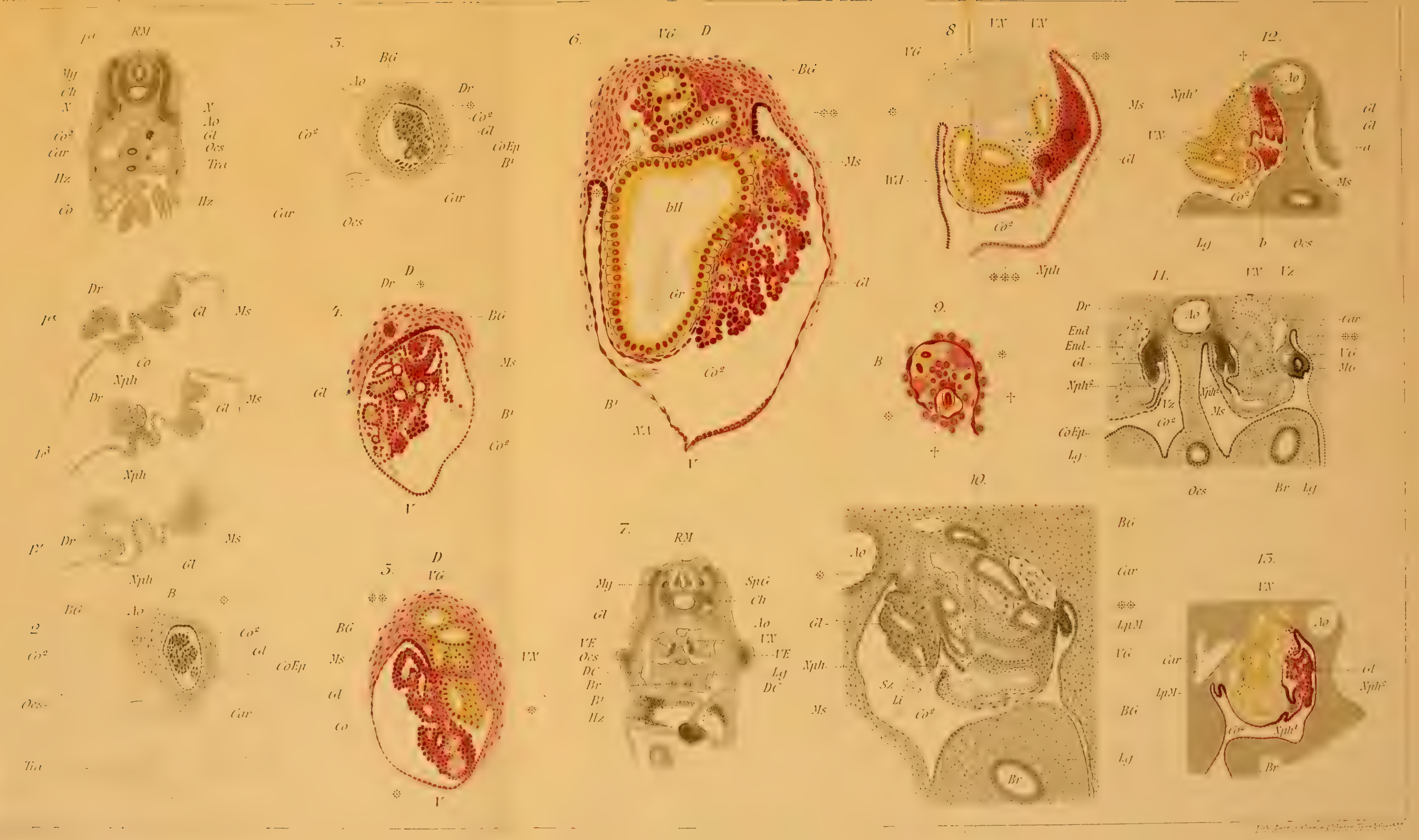



1
2
5
7
6
8

Taf. XV.



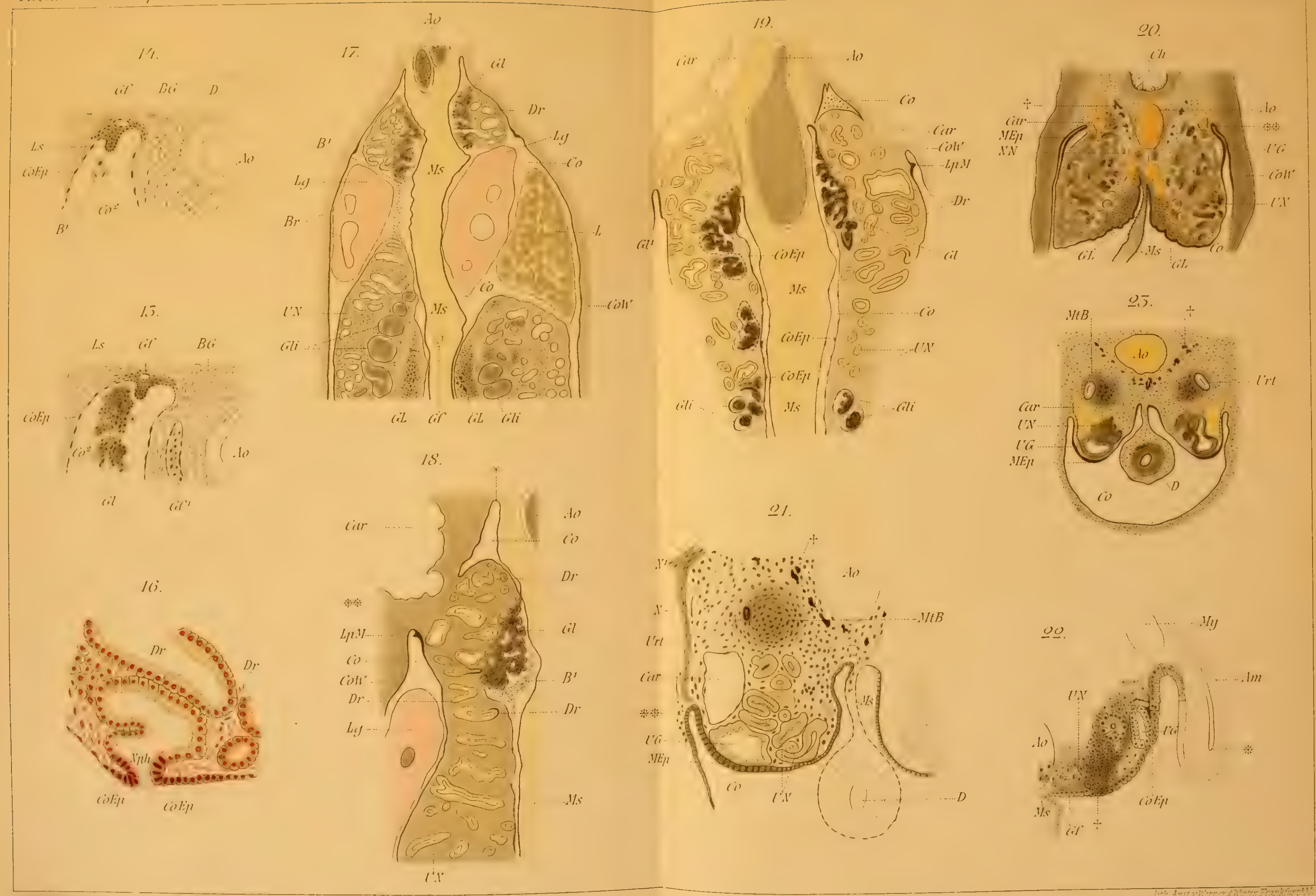










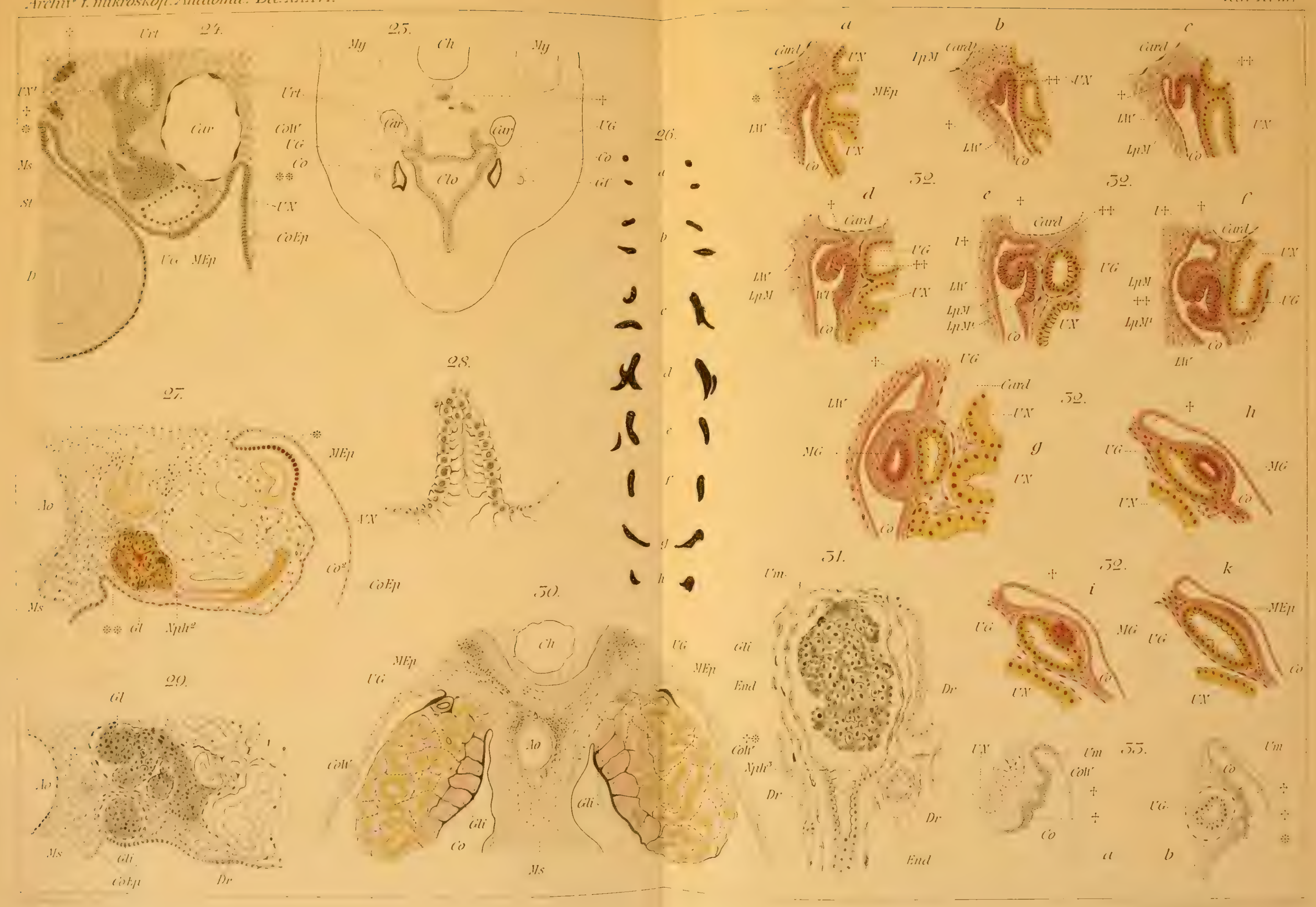


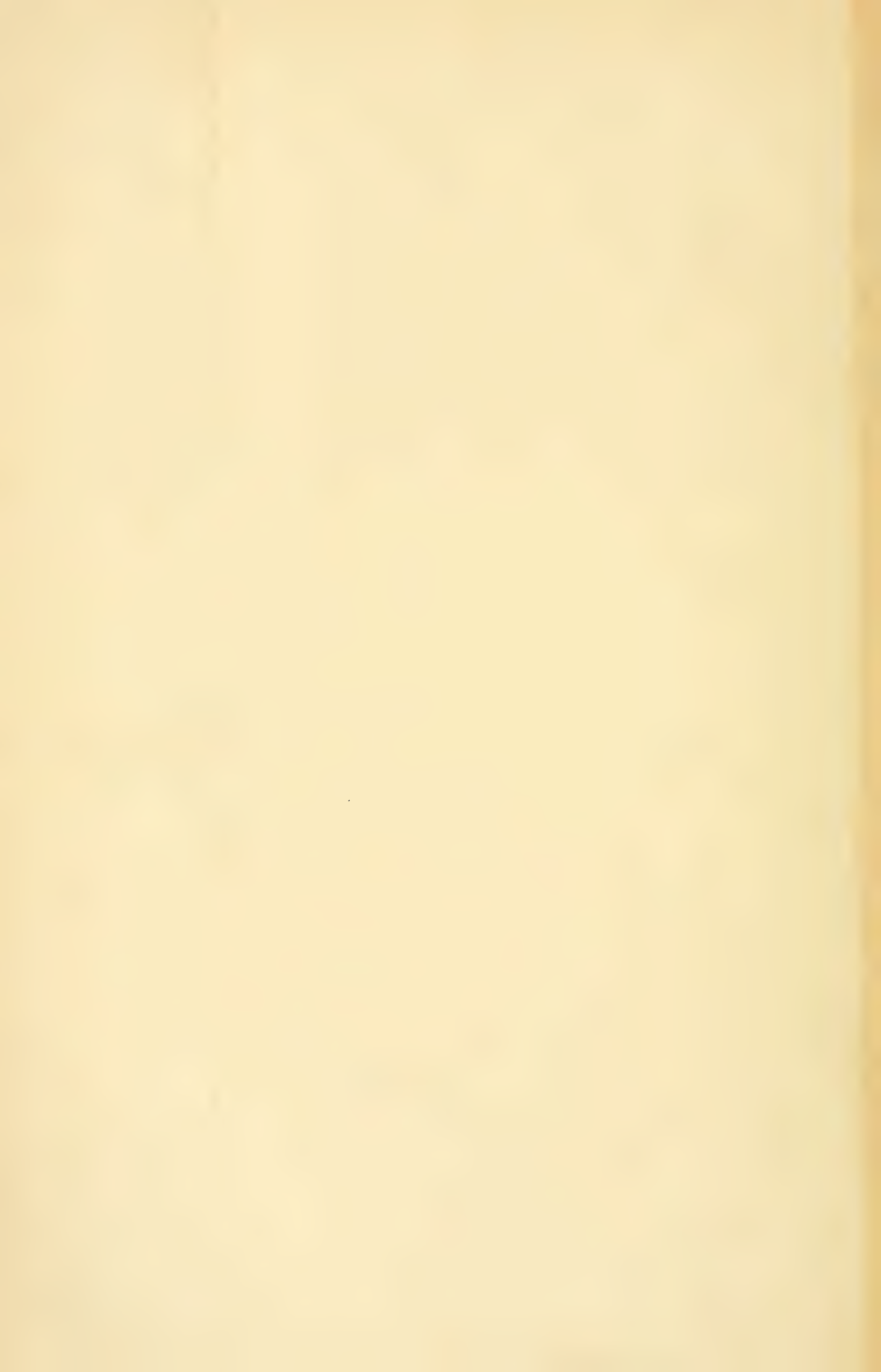
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.









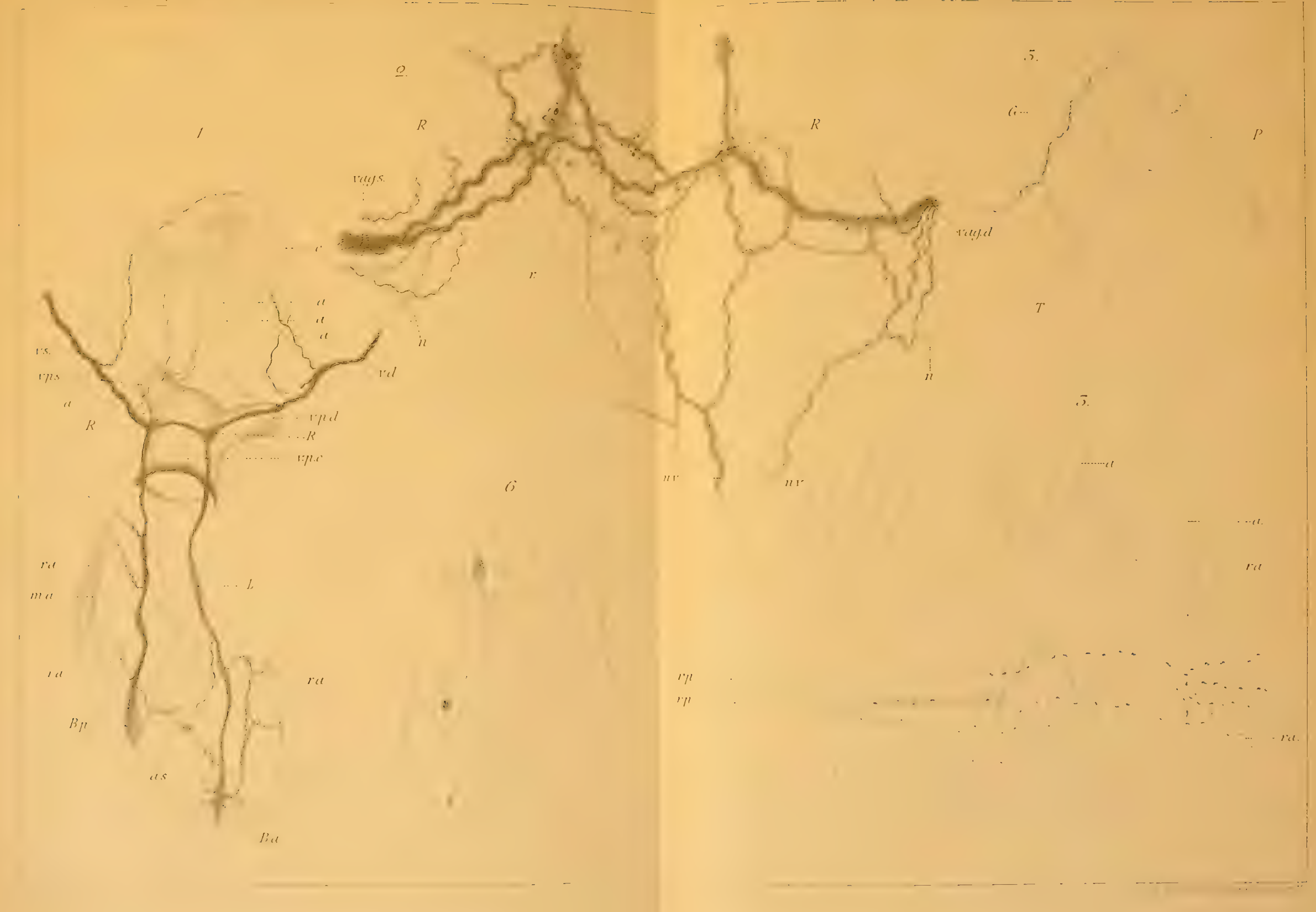


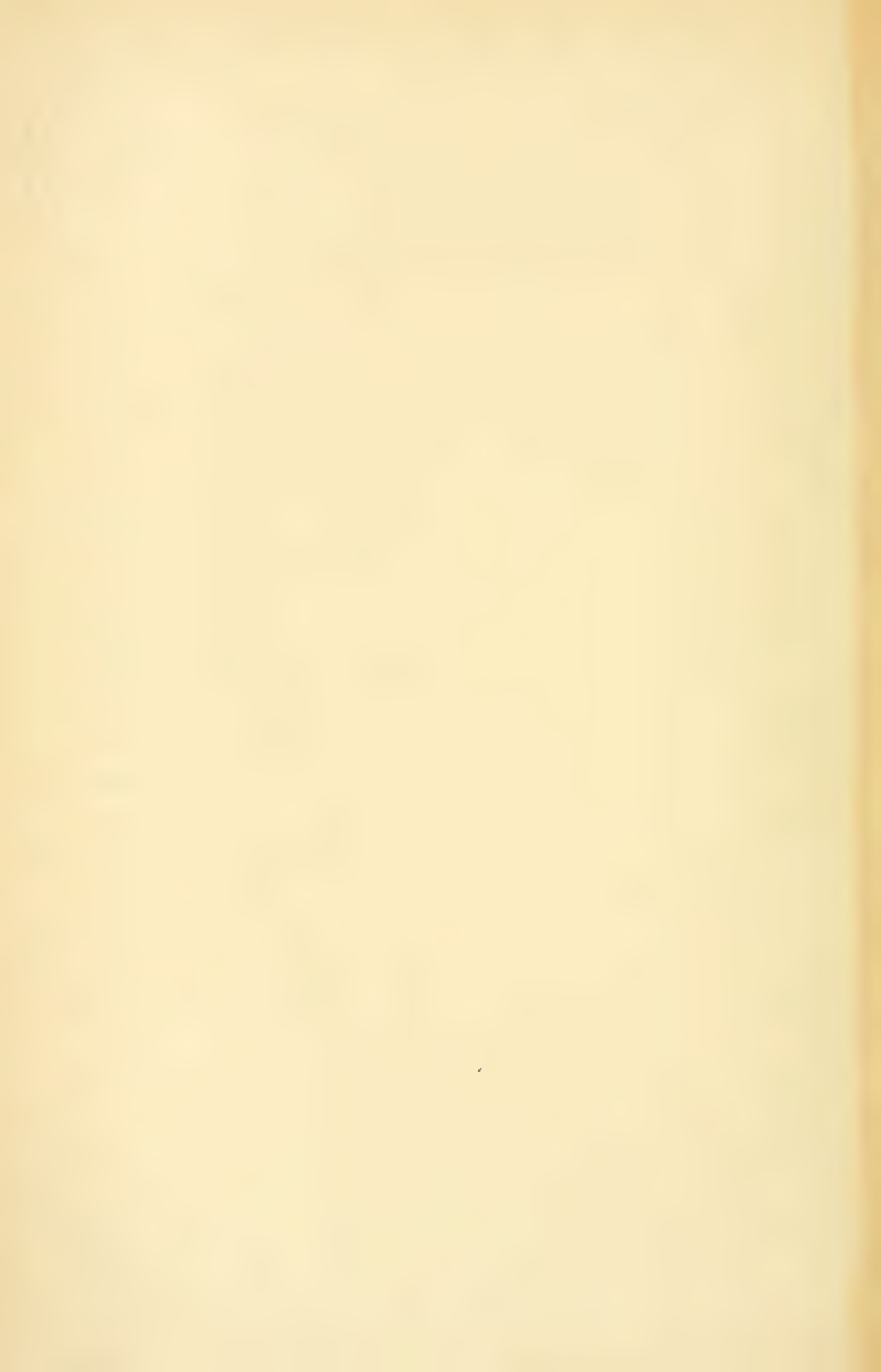




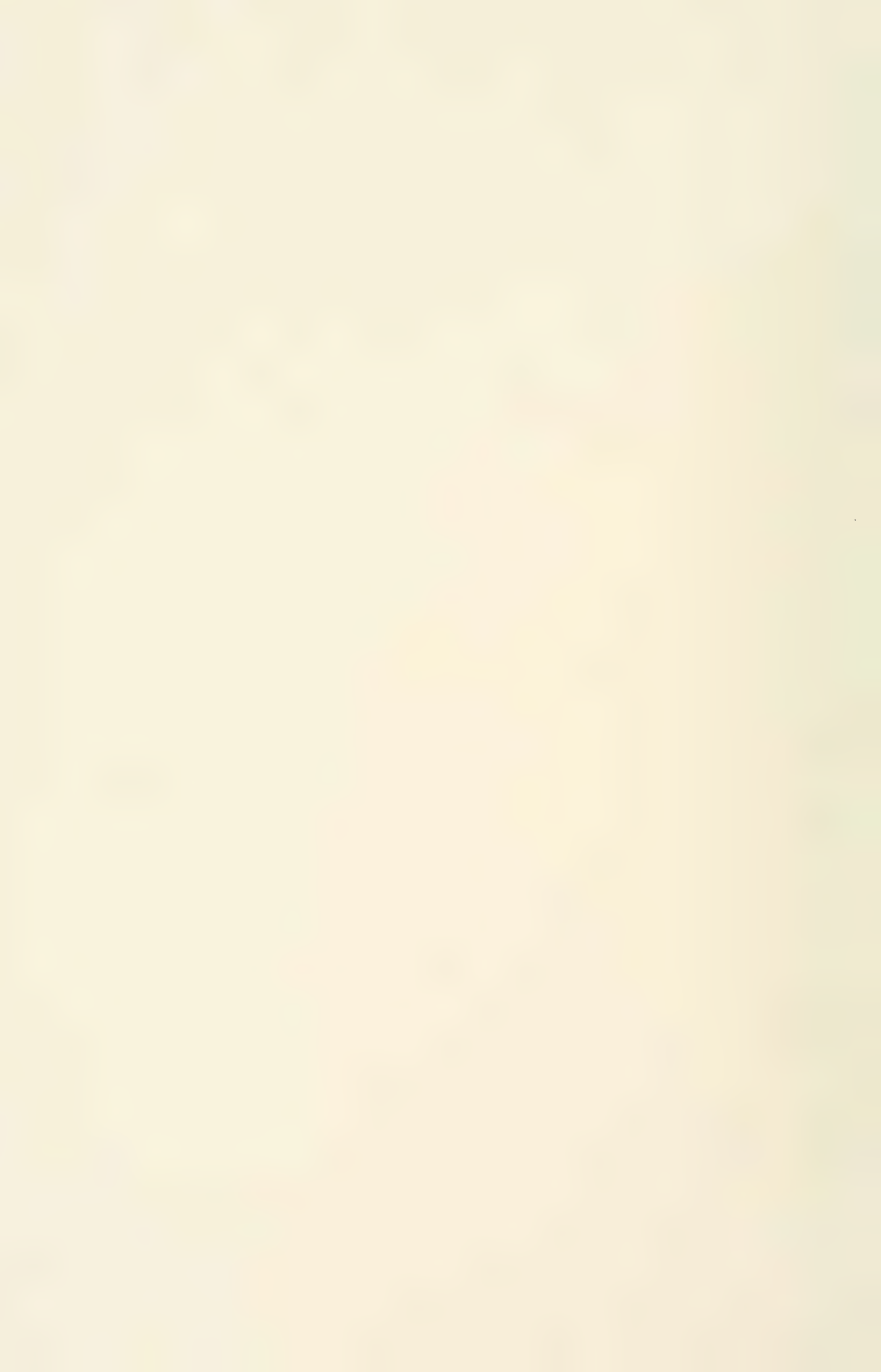





1
2.
3.
5.
6
R
vag.s.
vag.d
vd
vpd
vpc
Bp
Ba
as
ra
rp
nv
n
T
P
L





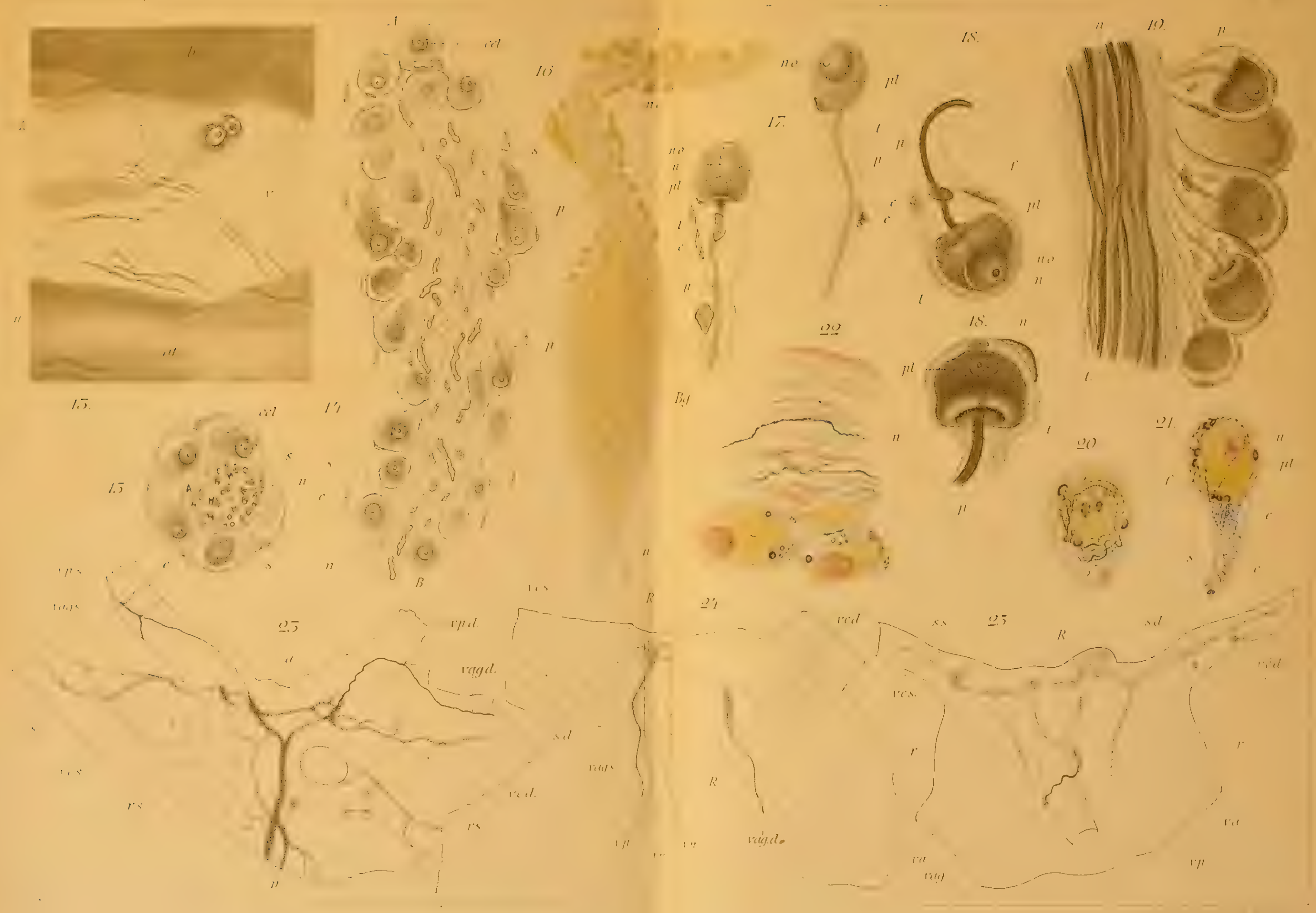


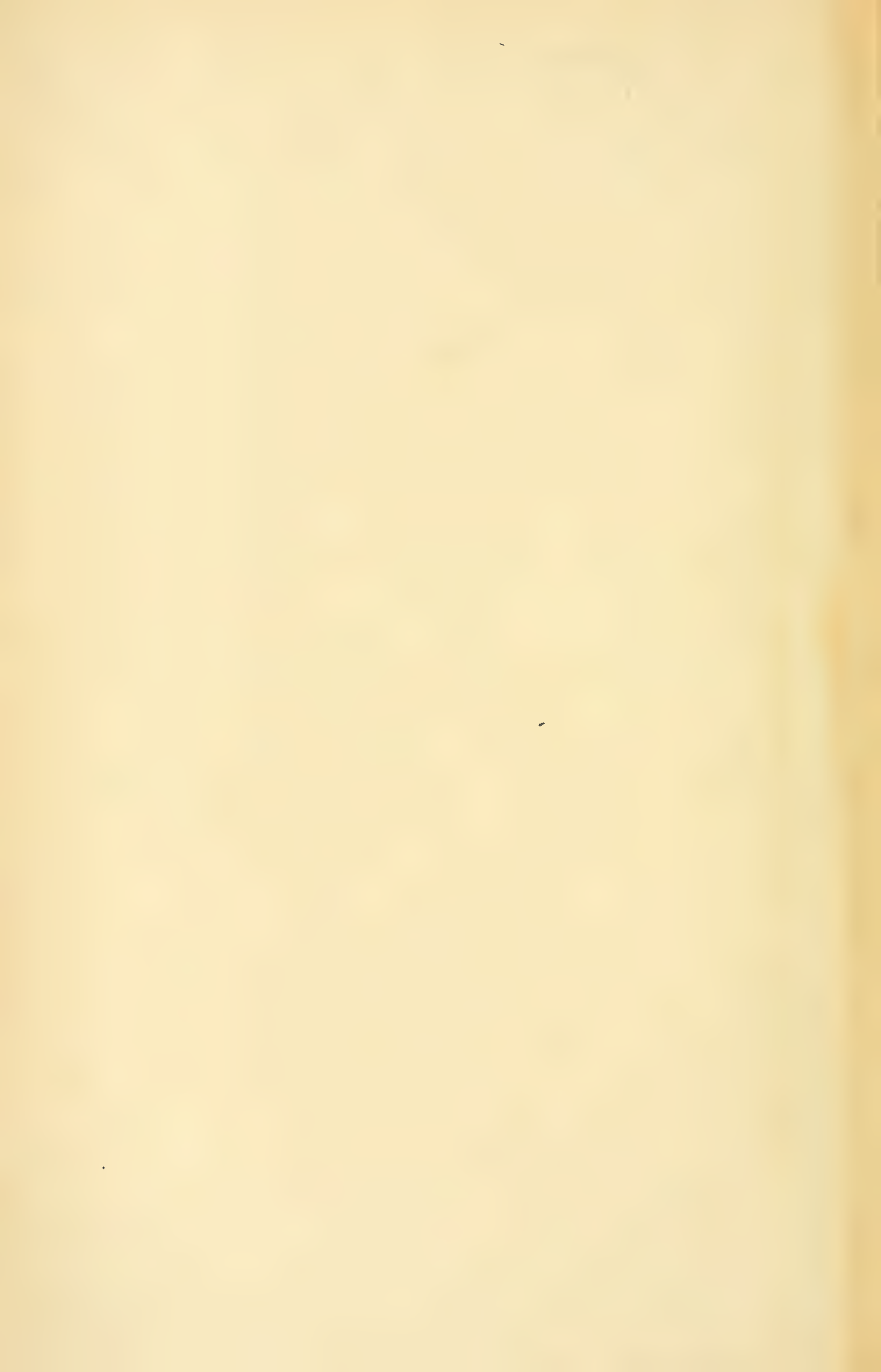


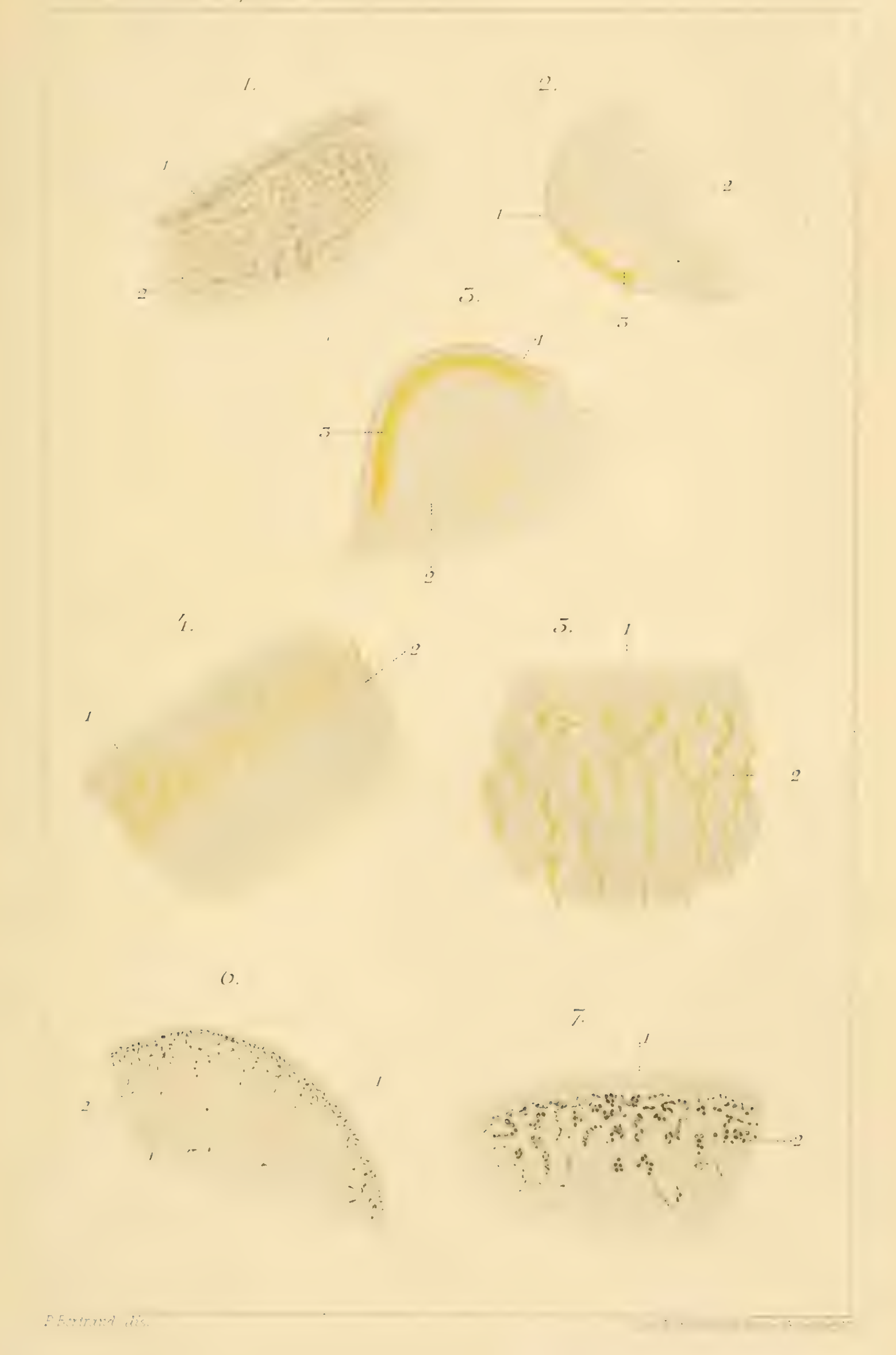











1.
2.
3.
4.
5.
6.
7.







1.

2

3.

4.

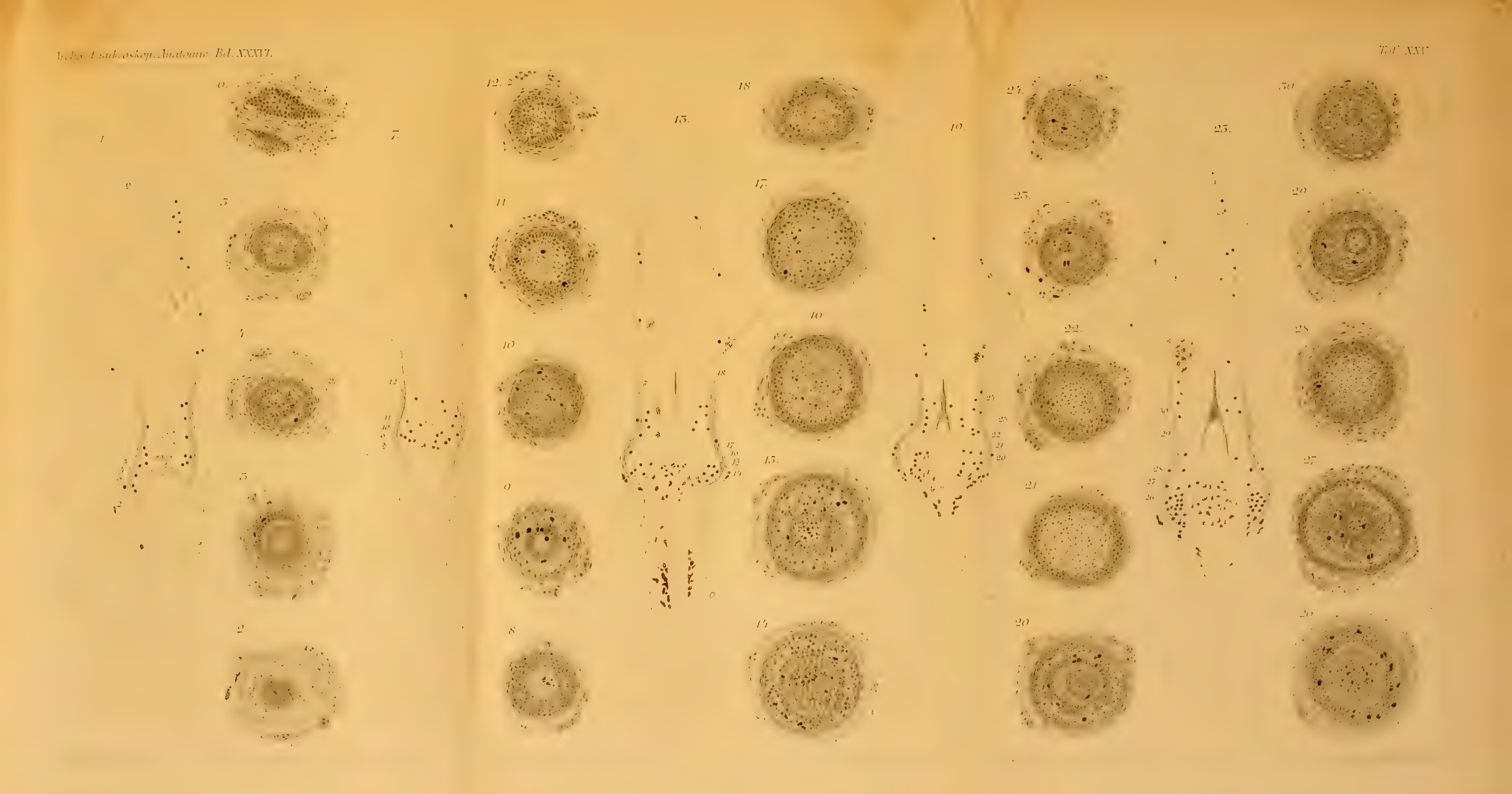
5.

6

8.

7.



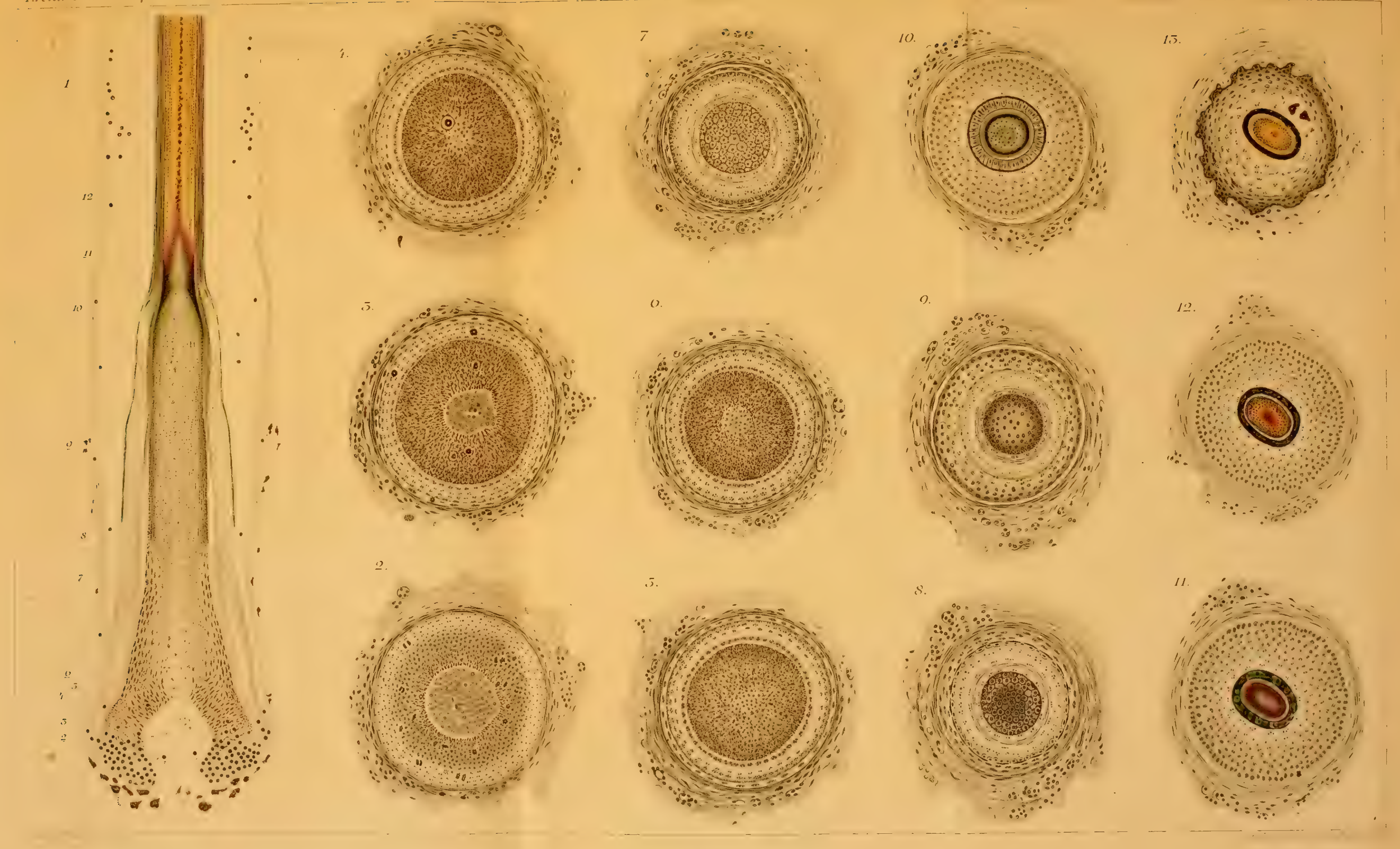











1.
2.
3.
4.
5.
6.
7
8.
9.
10.
11.
12.
13.













